УДК 581.48

© Е. Н. Немирович-Данченко, Т. А. Лобова

СТРОЕНИЕ СЕМЕННОЙ КОЖУРЫ НЕКОТОРЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ ПОРЯДКА *HYDRANGEALES*

E. N. NEMIROVICH-DANCHENKO, T. A. LOBOVA. THE SEED COAT STRUCTURE IN SOME REPRESENTATIVES OF THE ORDER *HYDRANGEALES*

Изучены строение семенной кожуры и природа утолщений клеточных стенок экзотесты некоторых родов из родственных семейств порядка *Hydrangeales*: *Escalloniaceae*, *Hydrangeaceae*, *Alseuosmiaceae*, *Carpodetaceae*, *Phyllonomaceae*, *Tribelaceae*, *Montiniaceae*. Установлено, что признаки строения клеток экзотесты родоспецифичны по рисунку утолщений, которые у всех родов (кроме *Phyllonoma*) происходят за счет отложений лигнина. Обсуждается возможность использования этого признака в таксономических целях.

Семенная кожура составляет существенную часть семени и характеризуется большим разнообразием структуры, которая является в то же время достаточно стабильным наследственным признаком. Именно специфика строения семенной кожуры положена в основу классификации семян двудольных J. E. H. Corner (1976). Говоря о необходимости ее детального исследования, он подчеркивает, что при этом должны быть изучены одревеснение, опробковение, кутинизация и ослизнение клеточных стенок и содержимого, так как все, что способствует затвердению семенной кожуры, становится ее особенностью.

Продолжая исследование семян малоизученных таксонов, мы обратили внимание на структуру утолщений и химический состав клеточных стенок наружного слоя семенной кожуры — экзотесты — у некоторых представителей из родственных семейств порядка *Hydrangeales*: *Escalloniaceae* Dumort., *Hydrangeaceae* Dumort., *Alseuosmiaceae* Airy-Shaw, *Carpodetaceae* Fenzl, *Phyllonomaceae* Small, *Tribelaceae* Airy-Shaw, *Montiniaceae* Nakai.

Семенная кожура *Alseuosmia macrophylla* изучена нами впервые. Семена остальных растений наряду с другими представителями сем. *Saxifragaceae*, куда их часто включают, с различной степенью подробности описаны J. E. Krach (1976, 1977), к сожалению, без иллюстраций, что затрудняет анализ и сравнение данных. Между тем в работах по анатомии растений рисунку отводится большая роль. Высоко оценивая сводку F. Netolitzky (1926) по анатомии семян, Corner (1976) пришел к выводу о том, что современники не придали ей должного значения отчасти и потому, что в ней было мало иллюстраций; в своей книге Corner (1976) постарался восполнить этот пробел. В нашей работе описания семенной кожуры мы подтверждаем рисунками.

Исследованная нами группа растений принадлежит к числу дискуссионных с точки зрения их родственных связей и таксономического статуса (Тахтаджян, 1987; Takhtajan, 1997).

Помимо основной задачи — пополнения банка данных о строении семян и выявления природы и роли инкрустирующих клеточную оболочку экзотесты веществ — мы преследовали цель обнаружить в особенностях покровов семян этих растений признаки, полезные для систематики и филогении.

Материал и методика

Исследованы семена:

1) из коллекции Гербария Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН (LE): *Escallonia megapotamica* Spr. (Brasilia, 1891, s. coll., N 19404), *E. resinosa* (R. et P.) Pers. (Южная Америка, 1926, Юзепчук, N 10778), *Alseuosmia macrophylla* A. Cunn. (Новая Зеландия, 1856, s. coll.), *Carpodetus serratus* Forst. et Forst. f. (Новая Зеландия, 1896, s. coll.), *Phyllonoma laticuspis* (Turcz.) Engl. (Мексика, 1937, s. coll., N 2760), *P. ruscifolia* Willd. (Колумбия, 1944, s. coll., N 38440), *Tribeles australis* Phil. (Южная Америка, 1924, s. coll., N 93), *Montinia caryophyllacea* Thunb. (Africa, 1957, R. Seydel, N 1082);

2) полученные по обмену семян: *Escallonia rubra* (R. et P.) Pers. (Португалия, Лиссабон), *E. andina* Phil. (Португалия, Лиссабон), *E. glutinosa* Phil. (Ирландия, Дублин), *E. virgata* (R. et P.) Pers. (Ирландия, Дублин);

3) из интродукционного питомника БИН РАН: *Hydrangea radiata* Walt. (Отрадное, 1992, Ю. Лукс, N (614) 81).

Временные анатомические препараты готовили по общепринятой методике. Семена размягчали в смеси спирт—глицерин—вода в равных пропорциях, резали на замораживающем микротоме. На срезах толщиной 10—20 мкм проводили реакции для выявления лигнина, целлюлозы, жиров и кутина с использованием флороглюцина с HCl, J + KJ и судана III соответственно (Прозина, 1960; Фурст, 1979).

Постоянные анатомические препараты готовили по стандартной методике с заключением материала в парафин и окрашиванием реактивом Шиффа с подкраской алциановым синим (Прозина, 1960).

Рисунки выполнены с помощью рисовального аппарата системы РА-6.

Результаты и их обсуждение

Род *Escallonia*. У всех исследованных видов — *E. resinosa*, *E. glutinosa*, *E. virgata* (рис. 1, *1*), *E. andina* (рис. 1, 2), *E. rubra*, *E. megapotamica* — семенная кожура (СК) 2—3-слойная. Эндотеста со слабо утолщенными клеточными стенками представлена пигментным слоем. Мезотеста либо полностью облитерирована, либо в ней фрагментарно сохраняется один слой клеток.

Экзотеста из клеток блюдцевидной на поперечном срезе формы со значительным утолщением лигнифицированных антиклинальных стенок (АС) и внутренних периклинальных стенок (ВПС); только в верхней части на границе с наружной периклинальной стенкой (НПС) остается более тонкий участок АС. НПС менее утолщена, неодревесневшая. У *E. andina* и *E. rubra* НПС и ВПС почти одинаково утолщены. У видов *E. resinosa*, *E. glutinosa*, *E. andina* (рис. 1, *2*) на внутренней поверхности ВПС имеются многочисленные поры. Полость клеток заполнена темно-коричневым пигментом — по-видимому, танином. Внутренняя кутикула толще, чем наружная.

Род *Hydrangea*. Семенная кожура у *H. radiata* 2—3-слойная (рис. 1, *3*). Эндотеста из таблитчатых клеток со слабо утолщенными оболочками, импрегнированными танинами, как и содержимое клеток, т. е. образует очень тонкий пигментный слой. Паренхима облитерирована или представлена небольшими остатками.

Экзотеста из крупных клеток без содержимого, блюдцевидной на поперечном срезе формы. НПС тонкая, нелигнифицированная, коричневого цвета, неправильно вогнутая, с тонкой пленкой наружной кутикулы. АС и ВПС лигнифицированы, с утолщениями специфической на срезах формы и большими порами. При вторичном утолщении ВПС слои целлюлозы и лигнина откладываются не по всей ее поверхности, а только на «дне» дугообразно вогнутой первичной оболочки. Приподнятые ее края, граничащие с тонкостенной частью АС, остаются неутолщенными; АС двух соседних клеток образуют на поперечном срезе каплевидные утолщения. Внутренняя кутикула очень толстая.

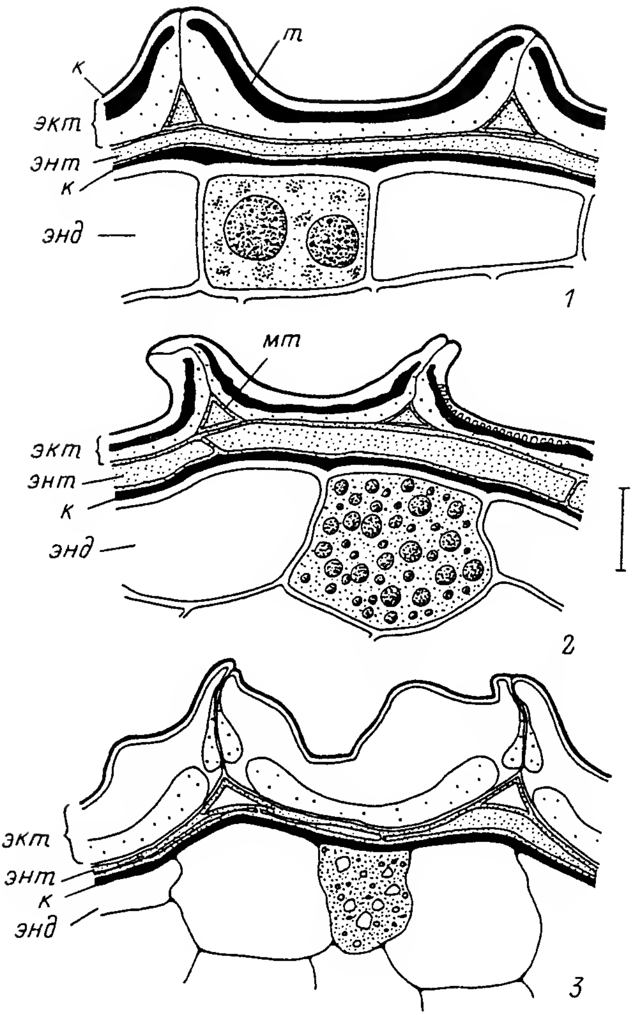


Рис. 1. Строение семенной кожуры *Escallonia virgata* (*1*), *E. andina* (*2*) и *Hydrangea radiata* (*3*).

к — кутикула, *мт* — мезотеста, *т* — танины, *экт* — экзотеста, *энд* — эндосперм, *энт* — эндотеста. Масштабная линейка — 10 мкм.

Род *Alseuosmia*. Семенная кожура *A. macrophylla* (рис. 2, *1*) многослойная. Эндотеста представлена таблитчатыми клетками (иногда с мелкими порами), которые образуют тонкий коричневый слой, четко отличающийся по цвету от тонкой внутренней кутикулы при окраске суданом III. Мезотеста из 3—4 периферических слоев крупных тонкостенных клеток, содержащих большую масляную каплю и мелкозернистые липофильные постенные включения, среди последних различимы хлоропласты. Внутренние клетки облитерированы до бесструктурной массы.

Экзотеста на поперечном срезе из радиально удлиненных клеток в виде палисадного слоя. НПС слегка выпуклые, тонкие, не дают реакции на одревеснение и не покрыты кутикулой. Верхняя часть АС чуть утолщена, но с неодревесневшими стенками; их внутренние слои окрашиваются суданом III и, возможно, имеют субериновую природу. Средняя и нижняя части АС сильнее утолщены, четкообразные на срезе, одревесневшие; на боковой стенке различимы многочисленные косые щелевидные поры. ВПС тонкая, целлюлозная.

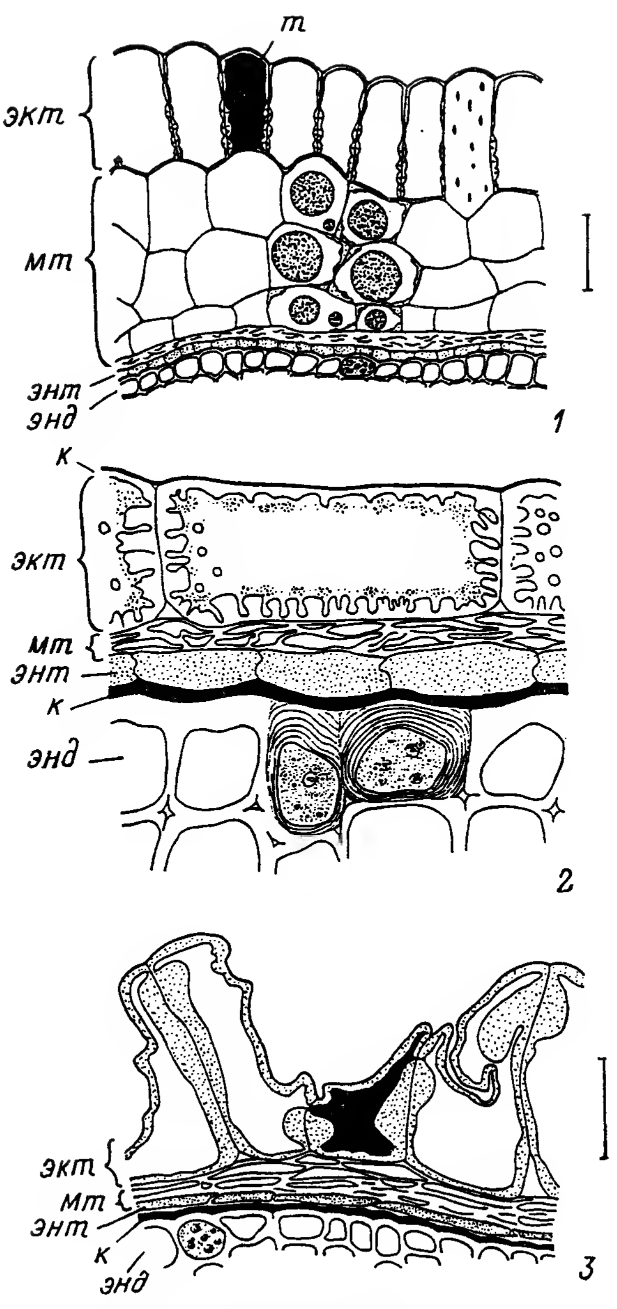


Рис. 2. Строение семенной кожуры *Alseuosmia macrophylla* (*1*), *Carpodetus serratus* (*2*) и *Phyllonoma ruscifolia* (*3*).

Обозначения те же, что и на рис. 1. Масштабные линейки: *1* — 50 мкм; *2, 3* — 20 мкм.

Род *Carpodetus*. СК *C. serratus* (рис. 2, *2*) представлена экзотестой, мезотестой и эндотестой. Эндотеста образует пигментный слой, ВПС которого слегка выпячиваются в сторону эндосперма; клетки эндотесты крупные, тонкостенные. Внутренняя кутикула чрезвычайно толстая, наружная — тонкая. Мезотеста бесцветная, 2—3-слойная.

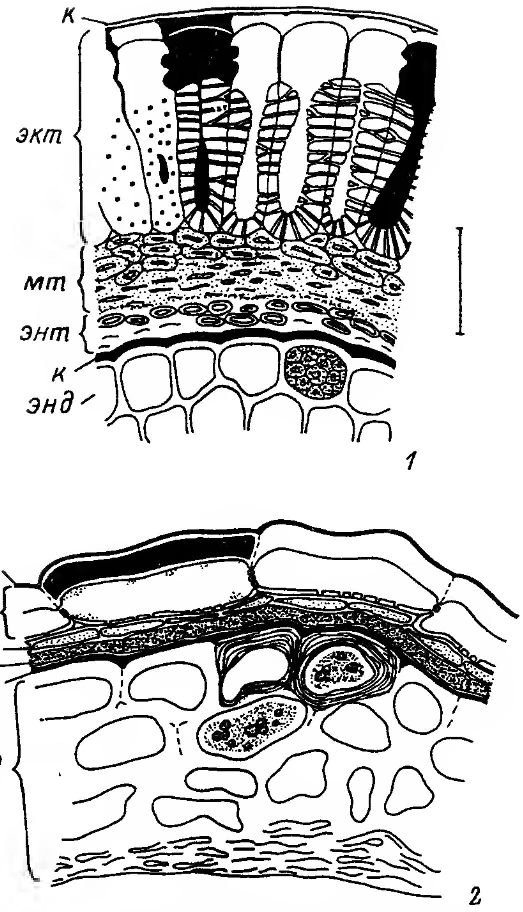


Рис. 3. Строение семенной кожуры *Tribeles australis* (*1*) и *Montinia caryophyllacea* (*2*).
Обозначения те же, что и на рис. 1. Масштабная линейка — 20 мкм.

Экзотеста очень крупноклеточная. Клетки на поперечном срезе в форме треугольника, в плане продольно вытянутые, 5—6-угольные. ВПС и АС полностью одревесневшие, толстые, с многочисленными ветвящимися порами; Krach (1976) предполагает, что только наружные слои их одревесневают. Поровый канал колбовидно или ампуловидно расширяется в основании. НПС имеет незначительно утолщенные неодревесневшие участки, прерывающиеся многочисленными крупными округло-эллиптическими порами. По данным Krach (1976), в поровых углублениях находится много коричневых кристаллов около 1 мкм в диам.; по нашим наблюдениям, вдоль всех клеточных стенок, особенно над просветами пор, сохраняются мелкозернистые бесцветные или светящиеся сгустки остатков содержимого цитоплазмы (возможно, пластиды); остальная часть клеточной полости пустая.

Род ***Phyllonoma***. Покровы семян *P. ruscifolia* были описаны Krach (1976) как дериваты битегмального семязачатка, состоящие из многослойной тесты и 2-слойного тегмена, хотя автор оговаривался, что наличие промежуточной кутикулы еще не доказано. Согласно Krach (1976), утолщенные стенки крупноклеточной наружной эпидермы окружены настоящей неслоистой слизью, наличие которой мы не обнаружили. СК *P. laticuspis* и *P. ruscifolia* (рис. 2, *3*) слагается клетками экзотесты, мезотесты и эндотесты. Эндотеста состоит из уплощенных таблитчатых тонкостенных клеток с пигментом. Внутренняя кутикула толстая. Мезотеста представлена бесцветными облитерированными остатками клеток.

Клетки экзотесты радиально вытянутые, палисадовидные, у *P. laticuspis* они почти одинаковой высоты, у *P. ruscifolia* различаются по высоте (рис. 2, *3*) и только вдоль рафе более выровненные. ВПС и НПС довольно равномерно и относительно слабо утолщенные; последние часто западают внутрь полости клетки; наружная кутикула неотчетлива. Утолщения АС у *P. ruscifolia* могут быть массивные и бесформенные в виде наплывов или упорядоченные (вдоль рафе), с тенденцией к образованию Ф-образных очертаний на срезах. Все стенки целлюлозные, пропитаны дубильными веществами, как и содержимое клеток. ВПС и АС экзотесты с немногочисленными поровыми каналами (больше пор в клетках над рафе). В плане клетки округло-шестиугольные.

Род *Tribeles*. СК *T. australis* (рис. 3, *1*) образована экзотестой, мезотестой и эндотестой. Последняя в области микропиле и халазы состоит из 2—3 слоев в разной степени облитерированных бесцветных клеток, на латеральных сторонах семени — из 1 слоя округлых или неправильной формы клеток. Внутренняя кутикула отчетливая. Мезотеста 5—6-слойная, содержимое и стенки клеток пропитаны танинами.

Экзотеста со специфическим утолщением клеточных стенок, образует высокий палисадообразный слой. ВПС и примыкающие к ней нижние две трети АС — одревесневшие, толстые, золотисто-желтого цвета, с многочисленными длинными ветвящимися порами, которые Krach (1976) называет воронковидными. Верхняя треть АС очень тонкая, целлюлозная (?). НПС также целлюлозная, почти такой же толщины, как и внутренняя, но пропитана дубильными веществами и имеет коричневый цвет. Над АС в толще НПС четко различимы овальные или треугольные светлые пятна кутиновой или субериновой природы. В противоположность предположениям Krach (1976), в НПС не обнаружено слизистых веществ. Содержимое клеток экзотесты окрашено танинами более темного оттенка, чем в НПС. В плане клетки экзотесты 6-угольные. НПС покрыта слоем кутикулы, более светлым и тонким, чем внутренняя.

Род *Montinia*. СК *M. caryophyllacea* (рис. 3, *2*) трехслойная, как отмечал и Krach (1976), и состоит из однослойных экзотесты, мезотесты и эндотесты. Эндотеста образует темный пигментный слой из тонкостенных крупных клеток. По данным Krach (1976), этот слой в зрелых семенах не сохраняется; в наших образцах он всегда присутствовал. Мезотеста слагается таблитчатыми клетками с гомогенным светло-коричневым содержимым. НПС и ВПС клеток слабо утолщенные, а АС — тонкие, отчего весь слой виден на продольном срезе как сплошная полоса. Строение тесты на крыле и «ядре» семени несколько различается. Вопреки общепринятому мнению, в семенах имеется эндосперм с запасными веществами в виде резервной целлюлозы, белков и жиров, число слоев которого на полюсах достигает 10; этот род обычно описывают как не имеющий эндосперма.

Клетки экзотесты на поперечном срезе прямоугольные, тангенциально вытянутые, в плане 6-угольные; ВПС и АС экзотесты тонкие, пористые, золотисто-желтого цвета. НПС значительно утолщена за счет целлюлозы (?), импрегнированной танинами. Полости клеток без содержимого, хотя иногда вдоль клеточных оболочек обнаруживается мелкая зернистость. Наружная и внутренняя кутикулы очень толстые. Согласно Krach (1976), в экзотесте утолщены обе периклинальные стенки, а радиальные — тонкие и без пор.

Семенная кожура всех исследованных родов происходит от единственного многослойного интегумента анатропного тенуинуцеллятного семязачатка (Mauritzon, 1933; Philipson, 1974). Сложные изменения претерпевает внутренняя эпидерма интегумента. Она дифференцируется у *Escallonia*, *Carpodetus* и *Montinia* в типичный пигментный темно-коричневый клеточный слой; у *Hydrangea*, *Phyllonoma* и *Alseuosmia* этот слой менее развит, тонкий, с более светлым пигментом; и наконец, у *Tribeles* внутренняя эпидерма (а возможно, и близлежащие слои мезотесты) формирует в процессе развития бесцветный слой, в котором среди бесструктурной массы располагаются группы клеток в 2—3 ряда (происхождение этого слоя можно установить только при изучении развития семян). Т. е. в порядке *Hydrangeales* имеется тенденция к изменению дифференцировки эндотесты от типичного пигментного клеточного слоя к бесструктурному.

Мезотеста обильная, с выраженным клеточным строением, импрегнированная танинами, сохраняется у *Tribeles*; у *Phyllonoma* и *Carpodetus* она присутствует в виде бесцветных удлиненных клеток; в мезотесте *Alseuosmia* различаются 3—4 периферических слоя из тонкостенных крупных клеток с большой масляной каплей и постенными включениями и внутренняя бесклеточная сжатая масса. У остальных родов (*Escallonia*, *Hydrangea* и *Montinia*) паренхима интегумента облитерирована в зрелом семени до 1—2 смятых слоев.

Наиболее разнообразна по строению экзотеста — основной механический слой СК. Положение механического слоя в семенной кожуре положено в основу классификации семян, предложенной Corner (1976). Согласно этой классификации, семена всех исследованных нами родов экзотестальные, при этом они могут значительно различаться по степени выраженности и очертаниям утолщений клеточных стенок.

Еще Netolitzky (1926) обратил внимание на то, что в процессе развития СК покрытосеменных растений все многообразие утолщений стенок наружного интегумента сводится к 2 типам: 1) Reseda-тип — утолщаются НПС, а АС и ВПС остаются тонкими; 2) Erica-тип — утолщаются ВПС, т. е. «дно» клетки, а АС и НПС остаются тонкими. Этот признак Netolitzky (1926) расценивает как диагностический и делает вывод о том, что первый тип утолщения клеточных стенок характерен для большинства раздельнолепестных, а второй — для спайнолепестных растений. Если у зрелого семени все стенки клеток экзотесты равномерно утолщены, то исходный тип можно установить только при изучении развития семенной кожуры.

У *Montinia* экзотесту можно отнести к Reseda-типу; *Carpodetus*, *Hydrangea* и, вероятно, некоторые виды *Escallonia* — к Erica-типу; экзотеста остальных родов не укладывается в выделенные типы. Как видно на рисунках, у экзотесты обнаруживается большое разнообразие по форме утолщений, их расположению, по наличию пигмента в клеточных стенках, а также в конфигурации поровых каналов.

Специфичность клеток экзотесты на уровне родов еще более проявляется при анализе химической природы вторичных утолщений клеточных оболочек. У всех клеток экзотесты первичная оболочка целлюлозная. По мере созревания семени НПС экзотесты у родов *Carpodetus*, *Montinia*, *Alseuosmia*, *Tribeles*, *Escallonia*, *Hydrangea* остается неодревесневшей, в ней могут накапливаться танины, пектины, возможно, суберины (*Hydrangea*, *Alseuosmia*); АС и ВПС значительно утолщаются и импрегнируются лигнином. Род *Phyllonoma* стоит особняком: клеточные стенки вообще не одревесневают, содержат танины и, возможно, слизи (Krach, 1976); очертания утолщений на поперечных срезах отличаются от таковых у остальных родов. У *Alseuosmia* утолщаются только АС, обе периклинальные стенки тонкие, при этом внутренние слои верхней части АС не дают реакции на лигнин и содержат, вероятно, суберины, тогда как остальная часть утолщений одревесневает. Эти утолщения АС на поперечном срезе четковидные; на боковой утолщенной одревесневшей стенке видны многочисленные тонкие узкие косые щелевидные поры. У *Montinia* и *Tribeles* НПС, оставаясь целлюлозной, значительно утолщается и пропитывается танинами. Покровы семян *Tribeles* отличаются среди всех родов уникальными очертаниями утолщений АС: одревесневают и утолщаются нижние две трети стенки, так что в этой части полость клетки становится узкой, при этом верхняя треть стенки остается тончайшей (или продолжает расти?); таким образом, полость клетки, содержащей танины, в ее верхней части значительно шире. При этом одревесневшие стенки клеток пронизаны длинными часто ветвящимися поровыми каналами. У *Montinia* ВПС и все АС более тонкие по сравнению с другими родами, с порами. Характерный признак экзотесты *Carpodetus* — колбовидное расширение пор на одревесневших ВПС и АС, а также обширные неутолщенные поры на НПС. Своеобразные утолщения отличают и род *Hydrangea*: лигнифицированные вторичные стенки 2 соседних клеток образуют иногда на поперечном срезе АС каплевидный рисунок. Для рода *Escallonia* специфическим признаком являются поры во внутренних (вторичных) слоях НПС.

Таким образом, для группы родов из семейств порядка *Hydrangeales* признаки лигнификации клеточных оболочек экзотесты, вероятно, являются таксономическим маркером. Ранее были показаны значение признака локализации различных производных танинов в семенной кожуре однодольных и его роль для систематики класса (Huber, 1969; Немирович-Данченко, Комар, 1984; Чупов, Немирович-Данченко, 1988; Оганезова, 1989; Данилова и др., 1990; Danilova et al., 1995). Затем было высказано предположение (Немирович-Данченко, 1995) о том, что для семейств порядка *Saxifragales* характерны экзотестальные семена с импрегнацией неодревесневших клеточных стенок танинами. В новом варианте системы двудольных А. Л. Тахтаджян (Takhtajan, 1997) оставляет в порядке *Saxifragales* только семейства с экзотестальными семенами, содержащими в клеточных стенках танины. Включенное сюда сем. *Tetracarpaceae* имеет СК также с дубильными веществами, не содержащую механических слоев (Krach, 1976; Hils et al., 1988). В порядке *Saxifragales* осталось только одно сем. *Vahliaceae*, имеющее одревесневшие стенки клеток эндотесты.

По строению СК оправданно выделение за пределы порядка *Saxifragales* сем. *Rousseaceae*, у которого экзотеста состоит из толстостенных лигнифицированных клеток (Немирович-Данченко, собственные наблюдения), а также семейств *Francoaceae*, *Lepuripetalaceae*, *Cephalotaceae* с элементами одревеснения в СК (Немирович-Данченко, 1994, 1996).

Итак, для родства семейств порядка *Saxifragales* природа веществ, импрегнирующих клетки механического слоя, имеет преимущественное значение. Эта закономерность распространяется, по-видимому, и на порядок *Hydrangeales*, в который включаются изученные нами роды. Монотипными являются семейства *Carpodetaceae*, *Phyllonomaceae*, *Tribelaceae*; олиготипными — *Alseuosmiaceae*, *Montiniaceae*; роды *Escallonia* и *Hydrangea* — представители достаточно обширных семейств. Для этой группы семейств характерным признаком являются экзотестальные семена с лигнификацией клеточных стенок. У всех исследованных родов НПС нелигнифицирована, хотя может быть значительно утолщена и окрашена танинами (*Montinia*, *Tribeles*). ВПС и АС, как правило, у всех родов одревесневают и пронизаны порами. Одревеснение не обнаружено в СК рода *Phyllonoma*. У двух родов — *Tribeles* и *Alseuosmia* — происходит неполное одревеснение АС, при этом у *Alseuosmia* АС утолщена вся, но только нижняя часть ее одревесневает, а в верхней части внутренняя сторона клеточных стенок, по-видимому, опробковевает. У *Tribeles* утолщаются и одревесневают только нижние две трети стенок, верхняя треть остается чрезвычайно тонкой. Эти особенности строения клеток экзотесты вместе с утратой типичного пигментного слоя (эндотесты) и обильной паренхимой (мезотеста у *Alseuosmia* отличается наличием содержимого клеток) обособляют семейства *Tribelaceae* и *Alseuosmiaceae* среди прочих семейств порядка. Особняком стоит сем. *Phyllonomaceae*, у которого в семенной кожуре отсутствует лигнификация клеточных стенок.

Признаки строения клеток экзотесты СК подтверждают самостоятельность рассматриваемых семейств, а химический состав утолщений клеточных стенок является надежным критерием их родства в пределах порядка *Hydrangeales*. Это относится к родам *Corokia* и *Argophyllum*, семенная кожура которых значительно различается между собой по строению (Лобова, 1997). Теперь они выделены Тахтаджяном в самостоятельные семейства *Corokiaceae* и *Argophyllaceae* (Takhtajan, 1997). Вместе с тем по одревеснению утолщений в клетках экзотесты они сближаются с остальными семействами порядка.

Приведенные данные позволяют утверждать, что химический состав оболочек в клетках семенной кожуры является важной характеристикой семени и несомненно может быть использован для целей систематики и филогении наряду с другими биохимическими показателями, значение которых не вызывает сомнений (Czaja, 1978; Kubitzki, Gottlieb, 1984; Takhtajan, 1997).

Мы сознательно не касаемся здесь остальных особенностей изученных семян, чтобы подчеркнуть значение строения их покровов, и хотели бы привлечь внимание ботаников, занимающихся анатомией семян, к необходимости обязательного проведения гистохимических реакций в клетках семенной кожуры, эндосперма и зародыша.

Работа осуществлена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 96-04-50813).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Данилова М. Ф., Немирович-Данченко Е. Н., Комар Г. А., Лодкина М. М. Некоторые направления структуриой эволюции семян однодольиых // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 6. С. 755—773.

Лобова Т. А. Морфология и анатомия семян родов *Argophyllum* и *Corokia* (*Argophyllaceae*) // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 9. С. 68—77.

Немирович-Данченко Е. Н. Строение семян видов родов *Francoa* и *Tetilla* (*Francoaceae*) // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 7. С. 21—27.

Немирович-Данченко Е. Н. Строение семян *Greyia sutherlandii* (*Greyiaceae*) // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 1. С. 99—104.

Немирович-Данченко Е. Н. Семейство *Cephalotaceae* // Сравнительная анатомия семян. Т. 5. Двудольные. *Rosidae* I. Л., 1996. С. 32—33.

Немирович-Данченко Е. Н. Семейство *Lepurupetalaceae* // Там же. 1996. С. 90—92.

Немирович-Данченко Е. Н., Комар Г. А. Некоторые особенности строения семенной кожуры в пор. *Liliales* // Тез. докл. Всесоюз. конф. по анатомии растеиий. Л., 1984. С. 115—116.

Оганезова Г. Г. Сравнительная анатомия семян и система лилейных: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Ереван, 1989. 40 с.

Прозина М. Н. Ботаническая микротехника. М., 1960. 206 с.

Тахтаджян А. Л. Система магнолиофитов. Л., 1987. 439 с.

Фурст Г. Г. Методы анатомо-гистохимического исследования растительных тканей. М., 1979. 154 с.

Чупов В. С., Немирович-Данченко Е. Н. Морфолого-анатомические признаки семян представителей некоторых групп однодольных в связи с их систематикой // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 7. С. 952—964.

Corner J. E. H. The seed of dicotyledons. London, 1976. Vol. 1. 311 p.

Czaja A. T. Structure of starch grains and the classification of vascular plants families // Taxon. 1978. Vol. 27. N 5-6. P. 463—470.

Danilova M. F., Nemirovich-Danchenko E. N., Komar G. A., Lodkina M. M. The seed structure of monocotyledons // Monocotyledons: systematics and evolution. By ed. P. J. Rudall, P. J. Cribb, D. F. Cutler, C. J. Humphries. Kew, 1995. P. 461—472.

Hils M. H., Dickinson W. C., Lucansky T. W., Stern W. L. Comparative anatomy and systematics of woody *Saxifragaceae*: *Tetracarpeae* // Amer. J. Bot. 1988. Vol. 75. N 11. P. 475—496.

Huber H. Die Samenmerkmale und Verwandschaftsverhältnisse der Liliifloren // Mitt. Bot. Staatsamml. München. 1969. Bd 8. Hf 2. S. 219—538.

Krach J. E. Samenanatomie der Rosifloren I. Samen der *Saxifragaceae* // Bot. Jahrb. Syst. 1976. Bd 97. H. 1. S. 1—60.

Krach J. E. Seed characters in and affinities among the *Saxifragineae* // Plant. Syst. Evol. 1977. Suppl. 1. P. 141—153.

Kubitzki K., Gottlieb O. R. Phytochemical aspects of Angiosperm origin and evolution // Acta Bot. Neerl. 1984. Vol. 33. N 4. P. 457—468.

Mauritzon J. Studien über die Embriologie der Familien *Crassulaceae* und *Saxifragaceae*. Diss. Lund, 1933. 152 S.

Netolitzky F. Anatomie der Angiospermen-Samen // Handb. Pflanzenanat. Berlin, 1926. Bd 10. 360 S.

Philipson W. R. Ovular morphology and the major classification of the dicotyledons // Bot. J. Linn. Soc. 1974. Vol. 68. N 2. P. 89—108.

Takhtajan A. Diversity and classification of flowering plants. New York, 1997. 643 p.

Ботанический инстнтут
нм. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 5 XI 1997

SUMMARY

The seed coat structure and the chemical composition of exotesta cell walls were investigated in some representatives of closely related families from the order *Hydrangeales*: *Escalloniaceae*, *Hydrangeaceae*, *Alseuosmiaceae*, *Carpodetaceae*, *Phyllonomaceae*, *Tribelaceae* and *Montiniaceae*. The characters of exotesta cell structure and patterns of wall thickening are specific for each genus. The exotesta cell walls are lignified in all genera, except *Phyllonoma*. The possibility of using this character in taxonomy is discussed.

УДК 581.55(211.7)

© С. С. Холод

ЦЕНОТИЧЕСКИЙ ПОДХОД К ИЗУЧЕНИЮ ПРОСТРАНСТВЕННОЙ НЕОДНОРОДНОСТИ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА ТУНДРОВОЙ ЗОНЫ.

2. ПЯТНИСТЫЕ КУСТАРНИЧКОВО-ТРАВЯНО-МОХОВЫЕ (ЗЕЛЕНОМОШНЫЕ) ТУНДРЫ

S. S. KHOLOD. COENOTIC APPROACH IN THE STUDY OF SPATIAL HETEROGENEITY OF VEGETATIONAL COVER IN TUNDRA ZONE. 2. POLYGONAL SPOTTY SCHRUB-GRASS-MOSS TUNDRAS

Рассмотрены взаимоотношения между синузиями в пятнистых кустарничково-травяно-моховых (зеленомошных) тундрах арктического побережья Чукотки. Отношения между эдификаторными синузиями кочкообразующих трав, кустарников и кустарничков и подчиненной синузией рыхлоковровых зеленых мхов обусловливают возможности формирования территориальных образований растительного покрова — фитоценотических рядов. Связующим моментом такого ряда является возможность перемещения синузии зеленых мхов Hylocomium splendens var. alaskanum + Aulacomnium turgidum в пределах территориальной совокупности нескольких вариантов одного типа тундр. Возможность перемещения синузии определяется тем, что различные в видовом отношении эдификаторы в таких вариантах создают относительно сходный экологический режим для синузии рыхлоковровых зеленых мхов. Фитоценотические ряды по своему объему могут совпадать с экологическими микропоясными рядами, однако по существу они отличаются от последних, поскольку в основе их выделения лежит чисто ценотический подход — анализ синузиальной структуры типов тундр.

В предыдущей публикации (Холод, 1997) нами рассмотрена эдификаторная роль синузии сфагновых мхов в некоторых типах тундр арктического склона Чукотского нагорья.

Цель настоящей работы — анализ взаимоотношений между синузиями в пятнистых кустарничково-травяно-моховых тундрах этого же района и отражения изменений в характере сложения эдификаторных синузий кочкообразующих трав, кустарников и кустарничков на составе и строении синузии зеленых мхов. Существенное значение в таком анализе мы придаем явлению перемещения синузии зеленых рыхлоковровых мхов в условиях смены эдификаторной синузии, поскольку установление такого явления дает возможность выявить некоторые структурные категории растительного покрова.

Пятнистые кустарничково-травяно-моховые (зеленомошные) тундры

Основой этого типа тундр являются 2 синузии: синузия травянистых кочкообразователей Carex lugens + Eriophorum vaginatum и синузия рыхлоковровых (Мазинг, 1982) зеленых мхов Hylocomium splendens var. alaskanum + Aulacomnium turgidum. Взаимоотношения между этими синузиями в исследованном нами районе корректируются третьей, кустарничковой, синузией (или иногда группой синузий), которая существенно влияет на состав и строение синузии зеленых мхов.

На среднедренированных шлейфах арктического склона Чукотского нагорья диффузно перемешаны виды-кочкообразователи *Carex lugens*[1] и *Eriophorum vagina-*

---

[1] Названия сосудистых растений приведены по работе Б. А. Юрцева с соавт. (1979), мхов — по работе А. Л. Абрамовой с соавт. (1961), лишайников — по работе И. И. Макаровой, А. Е. Катенина (1990).

tum. Соотношение значений покрытия этих двух видов в сообществах определяется литологическими особенностями субстрата и характером его увлажнения. При относительной близости к дневной поверхности коренных пород с примесью мелкой сланцевой и алевролитовой плитки господство в синузии переходит к осоке *Carex lugens* (покрытие осоки — до 40 %, пушицы — 2—5 %). Такая ситуация наблюдается на протяженных подгорных шлейфах, покатых нагорных террасах, довольно широко распространенных в районе. В более редких случаях плоских межшлейфовых седловин со средне- и тяжелосуглинистыми породами и замедленным стоком в синузии преобладает пушица *Eriophorum vaginatum* (покрытие пушицы — до 50 %, осоки — 12 %).

О высокой эдификаторной роли этих видов свидетельствует то обстоятельство, что они определяют максимальную высоту снежного покрова при сильных ветрах и лимитируют тем самым высоту большинства других цветковых растений, в первую очередь низких кустарников *Salix pulchra* и *S. fuscescens*. Высота снежного покрова на участках развития кочкарников, по данным метеостанции Валькаркай, не превышает 25—30 см (от поверхности моховой дерновины между кочками), что соответствует высоте наиболее крупных кочек. Лимитирующее значение высоты снежного покрова наглядно демонстрируется в этом районе в отличие от южнее расположенной подзоны типичных тундр тем, что побеги кустарника *Salix pulchra* нигде не поднимаются выше кочек осоки или пушицы.

О соотношении эдификаторной роли двух видов-кочкообразователей свидетельствует различная степень варьирования проективного покрытия (ПП) этих видов на участках обособления (абсолютного господства в синузии) той или иной популяции. Так, ПП *Carex lugens* на таких участках характеризуется довольно большим варьированием: 7—10 % при среднем ПП осоки 50 % и более; 15—20 % при среднем ПП осоки менее 50 %. В этом, втором, случае увеличение значений варьирования ПП осоки сопровождается увеличением суммарного ПП мхов до 45—50 %. Несколько иная ситуация характерна для более редких в районе сообществ или фрагментов сообществ с доминированием *Eriophorum vaginatum* (без примеси осоки). В тех случаях, когда ПП пушицы превышает 50 %, его величина (в пределах участка, занятого данным сообществом) остается относительно стабильной (колебания значений не превышают обычно 2—3 %). Различия в характере варьирования покрытия свидетельствуют о разном эдификаторном значении этих видов, в частности о большей эдификаторной роли *E. vaginatum* по сравнению с *Carex lugens*.

Остановимся более подробно на характере сопряженного изменения в пространстве состава и строения 2 синузий, составляющих основу рассматриваемого типа тундр, — синузии трав-кочкообразователей и синузии рыхлоковровых зеленых мхов.

Нами отмечено, что на участках совместного существования синузия рыхлоковровых зеленых мхов испытывает бóльшие изменения в видовом составе и покрытии господствующих видов, чем синузия кочкообразующих трав. На протяжении 2—3 м обычно происходят неоднократные смены в составе мохового покрова. При ведущей роли в этой синузии Hylocomium splendens var. alaskanum и Aulacomnium turgidum даже незначительные изменения влажности, заснеженности и затененности способствуют внедрению (или соответственно выпадению) в нее видов *Tomentypnum nitens, Ptilidium ciliare, Aulacomnium palustre, Drepanocladus uncinatus*. Эти изменения значений экологических режимов происходят благодаря неравномерности проявления в пространстве эдификаторной силы кочкообразователей *Carex lugens* и *Eriophorum vaginatum*, которые, создавая характерный биогенный нанорельеф, перераспределяют солнечное тепло, влагу и снег между вершинами кочек, межкочечными понижениями и скатами кочек различной экспозиции (Александрова, 1960). Тем самым растения-кочкообразователи создают среду обитания для других растений — мхов, трав, кустарников и кустарничков — и в этом отношении являются достаточно сильными ценозообразователями.

Наилучшего развития (понимаемого как максимально возможное проективное покрытие) синузия Hylocomium splendens var. alaskanum + Aulacomnium turgidum достигает в том случае, когда кочки *Carex lugens*[2] отстоят друг от друга на довольно большом расстоянии — 40—50 см, а часть популяции осоки представлена в некочкообразующей форме. В таких условиях формируется почти сплошной покров моховой синузии, в которой преобладает *Hylocomium splendens* var. *alaskanum* с равномерно-диффузным вкраплением дерновинок *Aulacomnium turgidum* (соотношение видов 65(70)—35(30) %). Но в тех случаях, когда расстояние между кочками уменьшается до 20—30 см, характер сложения моховой синузии резко меняется. Нарушается целостность мохового покрова — он распадается на отдельные фрагменты, имеющие в поперечнике не более 35—40 см; при этом происходят распад синузии на обособленные одновидовые дерновинки, часто хорошо разграниченные, и «уход» каждого вида на «свой» энтопий. Дерновинки *Hylocomium splendens* var. *alaskanum* чаще сосредоточены в зоне затенения, создаваемой осокой, а *Aulacomnium turgidum* — на относительно открытых участках. В пределах последних (на относительно приподнятых межкочечных углублениях 30—35 см в диам.) у синузии рыхлоковровых мхов появляется сильный конкурент — плотноподушечные (Мазинг, 1982) мхи *Polytrichum strictum, Dicranum elongatum,* формирующие плотные корки и бугорки 15—25 см в диам. и полностью исключающие поселение рыхлоковровых мхов.

В достаточно широких межкочечных углублениях (45—60 см) происходит ослабление эдификаторной роли травянистых кочкообразователей, и некоторую роль в формировании состава синузии рыхлоковровых мхов начинают играть абиотические факторы. Особенно это заметно в тех случаях, когда между кочками формируется зона относительного переувлажнения. В этих случаях к господствующим видам синузии Hylocomium splendens var. alaskanum + Aulacomnium turgidum активно примешиваются мезо-гигрофиты *Ptilidium ciliare* и *Tomentypnum nitens.* Появление последнего вида связано и с выходом на поверхность минерализованных вод (при близком к поверхности залегании коренных пород). В условиях относительно обогащенного подтока *T. nitens* становится конкурентомощным растением: он занимает доминирующие позиции (ПП до 80 %) в моховом ярусе и формирует синузию вместе с *Hylocomium splendens* var. *alaskanum* (ПП последнего вида в этом случае уменьшается до 12—17 %). *Aulacomnium turgidum* при этом оказывается почти полностью вытесненным или участвует в сложении синузии рыхлоковровых зеленых мхов отдельными мелкими дерновинками (3—5 см в диам.).

Нами (Холод, 1997) отмечена высокая эдификаторная роль сфагновых мхов, препятствующих формированию отчетливо выраженных структурных элементов в составе цельнопокровных сфагновых тундр. В рассматриваемых кустарничково-травяно-зеленомошных тундрах ситуация несколько меняется. На приводимом на рис. 1 структурном квадрате (зарисовка на площадке 1 × 1 м) прослеживаются довольно ярко выраженные границы между элементами растительного покрова (на участках совпадения границ нескольких синузий). Такие границы особенно характерны для зоны перехода от дернины к мертвопокровной ложбинке, обычно заполненной ветошью осоки, или от дернины к пятну грунта. Причины образования резкой границы, образуемой всеми ценотическими элементами по краю пятна грунта, по-видимому, общи всей тундровой зоне и состоят в криотурбационных деформациях грунта, приводящих к разрыву корешков растений под пятном (отсюда «стремление» растений прижаться к краевой, периферической части пятна). Можно указать еще одну причину формирования резких границ и элементов структурированности покрова в зоне перехода от дернины к пятну грунта. По нашим наблюдениям, в данном районе побеги ивы *Salix pulchra* становятся более обильными обычно вблизи пятен грунта, причем они не выходят на пятна и не свешиваются над поверхностью пятен, а дугообразно вытягиваются вдоль края пятна, прижимаясь к внешнему скату валика, образованного кочками осоки. Это происходит потому, что поверхность пятна грунта, быстрее протаивающего в весеннее время, постоянно подвергается повторным замо-

---

[2] В дальнейшем для нашего анализа мы используем в основном материалы описаний с господством *Carex lugens* (при минимальной роли *Eriophorum vaginatum*) как наиболее распространенные в районе.

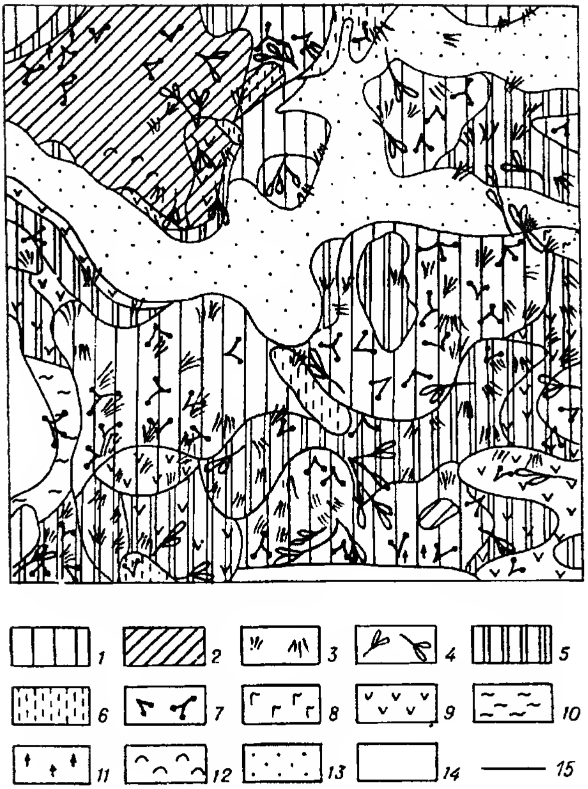


Рис. 1. Фрагмент кустарничково-травяно-моховой (зеленомошной) тундры.

Синузии: *1* — Hylocomium splendens var. alaskanum + Aulacomnium turgidum, *2* — Polytrichum strictum + Dicranum elongatum, *3* — Carex lugens + Eriophorum vaginatum; фрагменты синузий: *4* — Salix pulchra, *5* — Hylocomium splendens var. alaskanum, *6* — Aulacomnium turgidum, *7* — Salix polaris, *8* — Rhytidium rugosum, *9* — Drepanocladus uncinatus, *10* — Lophosia sp. + Diplophyllum taxifolium, *11* — Cetraria islandica + C. cucullata, *12* — Cladonia amaurocraea; *13* — ложбинка с ветошью, *14* — пятно грунта, *15* — границы ценоэлементов (синузий, микрогруппировок).

розкам, губительным для побегов ивы, и последние «вынуждены» прижиматься к боковой поверхности кочек, где дольше сохраняется снежный покров. Возникает, таким образом, элемент структурированности покрова в виде зоны стелющихся побегов *S. pulchra*, подходящих вплотную к пятну, и следующей за ней зоны, представленной плотным валиком осоки.

В мелкопятнистых кочкарных тундрах с частым расположением кочек к элементам структурированности покрова относится ряд микрогруппировок из мхов и цветковых растений. Так, характерна микрогруппировка Carex lugens – Drepanocladus uncinatus, которая формируется при наличии крупных кочек с густым травостоем, создающим зоны затенения.

Однако в целом кустарничково-травяно-зеленомошные тундры характеризуются невысокой степенью пространственной структурированности, что определяется сильным влиянием эдификатора — кочек *Carex lugens.* Степень эдификаторного влияния осоки убывает по мере разреживания кочкарника и уменьшения высоты кочек, при этом усиливается роль абиотического фактора в горизонтальном сложении покрова, что хорошо видно при сопоставлении характера горизонтальной структуры мелкопятнистых и крупнопятнистых тундр района.

Нами отмечено возрастание степени упорядоченности в расположении группировок мхов, лишайников и цветковых растений в крупнопятнистой осоково-моховой тундре нагорных террас (рис. 2) по сравнению с вышеописанным случаем мелкопят-

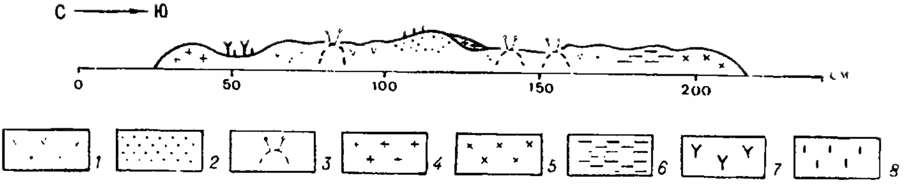


Рис. 2. Фрагмент крупнопятнистой осоково-моховой тундры.

Синузии: *1* — Hylocomium splendens var. alaskanum + Aulacomnium turgidum, *2* — Polytrichum juniperinum + Dicranum sp.; фрагменты синузий: *3* — Carex lugens, *4* — Dicranoweisia crispula, *5* — Racomitrium lanuginosum, *6* — Aulacomnium turgidum, *7* — Peltigera aphthosa, *8* — Cladonia amaurocraea. Стрелка — направление господствующих зимой ветров. По горизонтали — расстояние от центра пятна голого грунта, см.

нистых тундр на подгорном шлейфе (структурный квадрат). Основу растительного покрова крупнопятнистой тундры нагорной террасы составляет синузия Hylocomium splendens var. alaskanum + Aulacomnium turgidum, ПП которой в ряде случаев достигает 80 %. Кочки *C. lugens* выдаются над моховой поверхностью на 5—7 см, а часть популяции осоки представлена в некочкообразующей форме. Средняя мощность моховой дерновины — 15 см, и колебания этой мощности при достаточно хорошо выраженном нанорельефе составляют 6—8 см. В синузии преобладает *Hylocomium splendens* var. *alaskanum* (70—75 % от покрытия синузии). *Aulacomnium turgidum* увеличивает покрытие в синузии до 35—40 % вблизи кочек *Carex lugens*, а также рядом с небольшими самостоятельными дерновинками *Dicranum elongatum.* Отмеченная структурированность растительного покрова прослеживается на участке от края к центральной части дернины (рис. 2). Периферическая часть дернины вблизи пятна обычно представлена уплотненными дерновинками *Dicranoweisia crispula.* На расстоянии 20—25 см от края пятна начинается полоса лишайников с *Peltigera aphthosa,* шиловидными кладониями (*Cladonia amaurocraea*) вместе с *Thamnolia vermicularis*, а уже на расстоянии 40—45 см от пятна начинается мелкобугорковатая поверхность синузии Hylocomium splendens var. alaskanum + Aulacomnium turgidum с отдельными особями *Salix polaris.* В ряде случаев в краевой зоне дернины *Dicranoweisia crispula* заменяется рыхловатыми подушками *Racomitrium lanuginosum.* Такую структуру горизонтальной неоднородности нарушают плотные бугорки *Polytrichum juniperinum*, иногда полностью вытесняющие рыхлоковровые мхи и занимающие целиком все пространство между близко расположенными пятнами. Наветренная и подветренная стороны такого бугорка весьма различаются по составу поселяющихся здесь растений: на наветренной стороне часто можно видеть плотную щетку шиловидных кладоний, а на подветренной — мелкие подушки *Dicranoweisia crispula.* Таким образом, некоторые элементы структурированности растительного покрова данного типа тундры формируются под влиянием чисто абиотического фактора — ветрового режима. Это определяется положением крупнопятнистых тундр в рельефе и соответственно степенью сдувания снега. Если мелкопятнистые тундры формируются преимущественно на выступах или в краевых частях подгорных шлейфов, относительно защищенных от зимних ветров и интенсивного сдувания снега, то крупнопятнистые тундры приурочены обычно к высоким седловинам или к краевым, приобровочным частям нагорных террас, где в течение зимы происходят постоянное сдувание снега и обнажение участков моховой дернины.

Отсутствие крупных растений-эдификаторов, определяющих ценотическую организацию, объясняется постоянными сильными ветрами на нагорных террасах и седловинах.

В крупных межкочечных промежутках в мелкопятнистых и крупнопятнистых тундрах происходят консолидация синузии рыхлоковровых мхов в крупные ковры и частичный переход этой синузии под «полог» (хотя во многих случаях и весьма разреженный) кустарников и кустарничков (*Salix pulchra, S. polaris*) (рис. 1). Последнее обстоятельство позволяет рассматривать синузию рыхлоковровых мхов как проявляющую свойство относительной самостоятельности (или свойство перемещения), т. е. выходящую из поля эдификаторного влияния *Carex lugens* и формирующую типы тундр с другими эдификаторами.

Нами (Холод, 1997) был рассмотрен случай проявления относительной самостоятельности синузии Salix fuscescens + S. pulchra, заключающийся в существовании ее вне границ области цельнопокровных сфагновых тундр. Так, эта синузия на протяжении 15—20 м от края области распространения цельнопокровных сфагновых тундр существует без какой бы то ни было синузии, являющейся для нее эдификаторной (в частности, синузии сфагновых мхов). Рассматриваемая в настоящей статье синузия рыхлоковровых зеленых мхов на участке после выпадения эдификатора *Carex lugens* практически не существует вне взаимодействия с другими синузиями, являющимися для нее эдификаторными. Нами неоднократно отмечены случаи совместного существования синузии Hylocomium splendens var. alaskanum + Aulacomnium turgidum с синузией Alopecurus alpinus + Arctagrostis latifolia, высокие злаки которой играют роль теневой защиты для мхов. Однако площадь таких участков взаимного наложения синузий весьма незначительна и обычно не превышает 0.7—0.8 м. Такие микрогруппировки носят экотонный характер: обычно на участках слабонаклонных шлейфов они вытесняются более увлажненными вариантами тундр с *Eriophorum polystachion* и *Sphagnum fimbriatum* или переходят в кустарничково-моховые тундры. В последнем случае особенно наглядно проявляется явление перемещения синузии Hylocomium splendens var. alaskanum + Aulacomnium turgidum из одного типа тундры в другой.

Нами прослежен процесс включения этой синузии в другие типы тундр в случае увеличения сухости и зимней обдуваемости, а также в случае усиления заснеженности энтопия. В обоих случаях в результате изменения условий среды происходит постепенная смена эдификаторной синузии. Первый случай характерен для нижних частей подгорных шлейфов с близким к поверхности залеганием коренных пород и улучшенной аэрацией. В таких условиях происходят постепенное (по сравнению со средней частью шлейфа) выпадение из растительного покрова синузии кочкообразующих трав и замещение ее синузией шпалерного кустарничка *Dryas punctata*. При этом характерна широкая экотонная зона — 70—100 м, на протяжении которой сохраняет свой состав и соотношение основных видов синузия Hylocomium splendens var. alaskanum + Aulacomnium turgidum. Здесь встречаются с сильно варьирующими значениями ПП простратные кустарнички *Dryas punctata* и *Salix polaris*. Высокая конкурентная сила ивы *Salix polaris* проявляется здесь в том, что она вытесняет шпалеры *Dryas punctata* с относительно выровненных участков и оставляет им только мелкие бугорки. Такая ситуация в растительном покрове определяется накоплением относительно большой массы снега при его средней мощности и условиями относительной гигро-мезофитности энтопия. Но еще ниже по шлейфу, за 15—20 м до бровки уступа к долине ручья, происходит иссушение поверхности шлейфа (результат дренажа шлейфа долиной ручья), в растительном покрове резко уменьшается обилие мхов и ивы *Salix polaris*, и в условиях снятия конкурентного давления дриада получает возможность формирования крупных шпалер (45—60 см в поперечнике), обычно занимающих несколько соседствующих наноформ рельефа.

По-другому выглядит ситуация в растительном покрове краевых частей шлейфов с ослабленным ветровым режимом, где в зимнее время скапливаются бóльшие толщи снега, чем в вышеприведенном случае. Здесь господство переходит к кустарничкам, выносящим режим средней и повышенной заснеженности, — *Salix tschuktschorum* и *Cassiope tetragona*. Оба вида — довольно сильные эдификаторы и конкурентомощные растения. О последнем говорит то обстоятельство, что популяции этих двух видов практически никогда не смешиваются в одном энтопии, характерном для этих видов, — в небольших западинках в краевых частях шлейфов. Исход конкурентной борьбы между этими видами зависит от снегового режима энтопия. Там, где снегозаносимость сильнее, позиции *Salix tschuktschorum* ослаблены, и ива вытесняется из ложбинок кассиопеей. При этом в тех ложбинках, где господствует *Cassiope tetragona*, всегда присутствуют элементы синузии Hylocomium splendens var. alaskanum + Aulacomnium turgidum (с примесью *Drepanocladus uncinatus*). Характерными особенностями сложения этой синузии здесь являются частое выпадение *Aulacomnium turgidum*, повышение роли *Tomentypnum nitens* и *Ptilidium ciliare*, исключительное дробление мохового ковра на очень мелкие дерновинки до 2—3 см в диам. В таких ложбинках под снежно-ветровой защитой куртинок *Cassiope tetragona* сильным конкурентом синузии рыхлоковровых мхов становится лишайник *Cetraria islandica*, иногда занимающий до 30—35 % площади в ближайшем окружении куртины кассиопеи.

О том, что мхи синузии Hylocomium splendens var. alaskanum + Aulacomnium turgidum ослабляют конкурентное давление и теряют свои позиции в нижних частях описываемых шлейфов, свидетельствует также тот факт, что они почти полностью отсутствуют на плоских нанобугорках между ложбинками, где господствующие позиции занимают кустарнички *Vaccinium vitis-idaea* subsp. *minus, V. uliginosum* subsp. *microphyllum, Salix phlebophylla.* При этом высокие конкурентные возможности здесь проявляют первые два вида, побеги которых формируют плотную и жесткую «щетку», приподнятую над поверхностью грунта на 4—5 см и исключающую поселение под ней рыхлоковровых мхов. Таким же сильным эдификатором является *Salix tschuktschorum:* многие ложбинки, занятые популяцией этой ивы, содержат только миниатюрные латки *Racomitrium lanuginosum, Cetraria islandica* или являются мертвопокровными.

Таким образом, в приведенных нами случаях видно постепенное ослабление конкурентной мощности синузии рыхлоковровых мхов, которая при варьировании состава и силы эдификаторной синузии, вызванном изменением экологических режимов местообитания, испытывает изменения видового состава и распадается на мелкие дерновинки. Изменение свойств этой синузии (ее роли в покрове, выражающейся в значении ПП и других характеристиках) происходит на фоне ее перемещения из одного типа тундр в другой, при смене эдификаторной синузии. Наилучшего своего развития синузия рыхлоковровых зеленых мхов достигает при эдификаторах — кочкообразующих травах, в относительно разреженном кустарнике. В этих условиях синузия обладает и наибольшими конкурентными возможностями: это проявляется в явном преобладании в синузии двух видов — *Hylocomium splendens* var. *alaskanum* и *Aulacomnium turgidum* — и формировании ими довольно крупных (иногда сплошных) моховых ковров. Во всех остальных описанных нами случаях происходят ослабление конкурентной мощности этой синузии и уменьшение ее роли в растительном покрове. Это случаи увеличения плотности расположения кочек *Carex lugens* или плавного перехода сообществ с доминированием этого вида в кустарничково-зеленомошные тундры.

В растительном покрове исследованного нами района на пологих протяженных шлейфах часто встречаются участки, на которых примыкают друг к другу несколько разностей растительности, имеющих общую синузию Hylocomium splendens var. alaskanum + Aulacomnium turgidum. Присутствие ее в ряде таких разностей позволяет говорить об определенной фитоценотической общности этих образований, которую можно рассматривать как территориальную единицу растительного покрова — фитоценотический ряд (термин Н. А. Миняева, 1963). Все разности фитоценотического ряда принадлежат, как правило, к одному типу тундр и являются его вариантами. Фактором, связывающим в единое территориальное образование все разности ряда, является отмеченное выше перемещение синузии рыхлоковровых зеленых мхов в пределах всей такой совокупности. Явление перемещения проявляется в данном случае в том, что синузия получает возможность существования совместно с различными эдификаторными синузиями, которые создают для нее ценотически относительно сходные условия на фоне варьирования условий среды. В рассматриваемом фитоценотическом ряду эдификаторы, относящиеся к разным биоморфам, способствуют созданию относительно сходного экологического режима, в первую очередь режима затенения моховой дерновины и увлажнения поверхности грунта. За пределами такого фитоценотического ряда этот режим меняется, и синузия Hylocomium splendens var. alaskanum + Aulacomnium turgidum выпадает из покрова. Однако

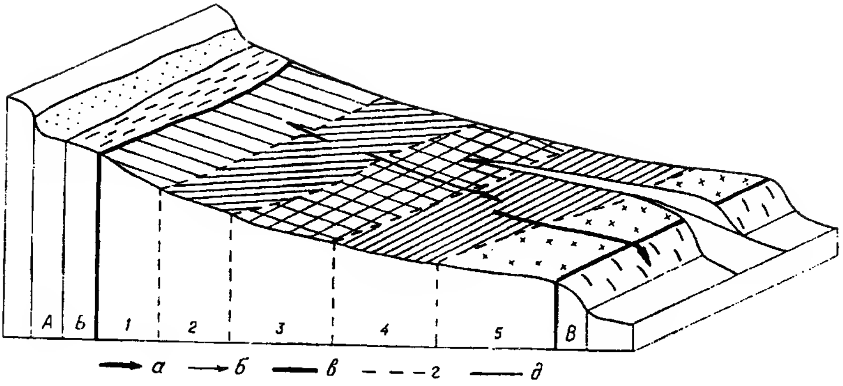


Рис. 3. Положение звеньев фитоценотического ряда на транзитно-аккумулятивных позициях арктического склона Чукотского нагорья.

А — зона разреженных группировок растительности на месте формирования снежников, *Б* — цельнопокровные сфагновые тундры. Звенья фитоценотического ряда с общей синузией Hylocomium splendens var. alaskanum + Aulacomnium turgidum: *1* — доминирования *Carex lugens*; *2* — доминирования *Eriophorum vaginatum*; *3* — доминирования *Carex lugens* и появления *Dryas punctata*; *4* — выпадения *Eriophorum vaginatum*, возрастания роли *Salix polaris* и появления кустарничков *Salix phlebophylla*, *Vaccinium uliginosum* subsp. *microphyllum*, *V. vitis-idaea* subsp. *minus*; *5* — выпадения *Carex lugens* и господства синузии Salix tschuktschorum + Cassiope tetragona. *В* — зона выпадения синузии Hylocomium splendens var. alaskanum + Aulacomnium turgidum. *а* — направление нарастания степени нивальности, *б* — направление нарастания дренированности субстрата (только в пределах фитоценотического ряда), *в* — верхняя и нижняя границы фитоценотического ряда, *г* — условные границы между звеньями фитоценотического ряда, *д* — границы между зонами растительности вне фитоценотического ряда.

происходит это не из-за смены условий абиотической среды, непосредственно определяющих условия существования синузии (хотя этот фактор, безусловно, присутствует), а вследствие выпадения эдификаторных синузий, создававших относительно сходные условия для рыхлоковровых мхов. Более того, выпадение одной эдификаторной синузии и замена ее другой или переход к типам тундр без ярко выраженной эдификаторной синузии (что чаще всего является результатом смены почвенно-эдафических условий) влечет за собой и смену подчиненной синузии, которая в рассматриваемом случае располагается в моховом ярусе. Исход конкурентной борьбы между синузиями в этом ярусе решается уже в пользу этой новой, подчиненной синузии, которая вытесняет предыдущую. Наглядно это прослеживается в краевых частях шлейфов, в условиях рассеивания стока и некоторого усиления обдуваемости субстрата. Здесь в ряде случаев происходит переход к шпалерной дриадовой дернине, в которой резко сокращается роль синузии Hylocomium splendens var. alaskanum + Aulacomnium turgidum и на первый план в моховом покрове выходит синузия плотноподушечных мхов Polytrichum strictum + Dicranum elongatum. В условиях относительно высокой обдуваемости субстрата и при лучшей адаптированности к условиям зимней обесснеженности мхи родов *Polytrichum* и *Dicranum* активно осваивают участки между дриадовыми шпалерами и вытесняют рыхлоковровые мхи.[3]

Рассмотрим конкретный пример фитоценотического ряда (рис. 3) арктического склона Чукотского нагорья, где роль связующего фактора ряда играет синузия Hylocomium splendens var. alaskanum + Aulacomnium turgidum (общий характер его сложения, вытекающий из анализа синузиальной структуры нескольких вариантов одного типа тундр). В фитоценотическом ряду сверху вниз по подгорному шлейфу выделяется 5 звеньев, представляющих собой различные варианты одного типа тундр, которые постепенно, без отчетливо выраженных границ переходят друг в друга. Ряд приурочен к транзитно-аккумулятивным позициям в ландшафте (средняя и нижняя

---

[3] Очень мелкие дерновинки мхов *Hylocomium splendens* var. *alaskanum* и *Aulacomnium turgidum* все же получают возможность существовать под пологом шпалеры *Dryas punctata*. Это свидетельствует о достаточно высокой эдификаторной роли дриады в тундре (Частухина, 1991).

Видовой состав звеньев фитоценотического ряда

Вид	Звено				
	1	2	3	4	5
	покрытие, %				
Кустарники					
Salix pulchra		15	2		
S. fuscescens	6	5			
Кустарнички					
Cassiope tetragona				+	15
Dryas punctata			10	18	5
Salix phlebophylla				3	+
S. polaris var. *polaris*	8	5	12	15	1
S. tschuktschorum				1	15
Vaccinium vitis-idaea subsp. *minus*				1	1
V. uliginosum subsp. *microphyllum*				1	
Злаки					
Arctagrostis latifolia	2	2	5	3	
Осоковидные					
Carex lugens	20	10	20	12	3
Eriophorum polystachion		2			
E. vaginatum	2	30	7		
Luzula confusa			2	2	
Разнотравье					
Lagotis minor				1	
Pedicularis oederi			+		
Polygonum bistorta subsp. *ellipticum*			+		
P. viviparum	+				1
Pyrola grandiflora			+		
Saxifraga porsildiana	1			1	
Valeriana capitata			+		

Вид	Звено				
	1	2	3	4	5
	покрытие, %				
Мхи сфагновые					
Sphagnum fimbriatum		3			
S. lenense	1				
Мхи зеленые					
Aulacomnium palustre		1			
A. turgidum	20	10	12	15	5
Dicranum elongatum	3	3	3	2	2
Drepanocladus uncinatus					10
Hylocomium splendens var. *alaskanum*	30	15	20	20	15
Polytrichum hyperboreum			2		1
P. juniperinum	1			2	
Racomitrium lanuginosum					8
Tomentypnum nitens					7
Печеночники					
Ptilidium ciliare	5	7	3		7
Лишайники					
Cetraria cucullata					1
C. islandica					7
Cladonia amaurocraea		1			
Dactylina arctica				1	1
Peltigera aphthosa	3				1
Stereocaulon sp.					1

части протяженного подгорного шлейфа), при постепенном нарастании степени нивальности и одновременно некотором увеличении степени дренированности в направлении сверху вниз по шлейфу. Общий характер морфологического строения такого ряда отражен на рис. 3, видовой состав — в таблице.

Первое звено ряда формируется на средней части шлейфа ниже границы цельнопокровных сфагновых тундр. Это пятнистая тундра с крупным кочкарником из *Carex lugens*. Данная часть шлейфа характеризуется наибольшей крутизной в пределах описываемого ряда — 7—8°, чем определяются достаточно хороший дренаж и как следствие этого — почти полное выпадение из растительного покрова сфагновых мхов, малая доля участия в покрове *Eriophorum vaginatum* (см. таблицу). В этой зоне создаются оптимальные условия для развития синузии Hylocomium splendens var.

alaskanum + Aulacomnium turgidum (ПП 60 %). Синузия занимает все крупные межкочечные понижения, где она одновременно имеет ветровое (вблизи боковин и склонов кочек осоки, которые задерживают снег при сильных ветрах) и теневое (под пологом листьев и веток кустарничков *Salix polaris* и *S. fuscescens*) укрытия.

Второе звено ряда приурочено к участку шлейфа с уклоном 2—3°. Вследствие замедления стока в эдификаторной синузии (кочкообразующих трав) большую роль начинают играть *Eriophorum vaginatum* (до 50 % от покрытия синузии), в моховом ярусе появляются отдельные подушки *Sphagnum fimbriatum.* В результате этого происходят некоторые изменения в синузии рыхлоковровых зеленых мхов; в частности, уменьшается ее покрытие до 30—35 %, происходит дробление на дерновины до 25—30 см в поперечнике, которые выжимаются из ложбинок на нанобугорки. В составе синузии большую роль начинает играть *Ptilidium ciliare*, который формирует коврики совместно с *Hylocomium splendens* var. *alaskanum*; при этом *Aulacomnium turgidum* распадается на очень мелкие изолированные дерновинки, существующие по соседству с плотными бугорками *Dicranum elongatum.* Главная причина этих изменений — более плотное расположение кочек осоки и пушицы, что создает в глубоких ложбинках между ними множество зон застойного увлажнения, из которых сфагновые мхи, а также *Ptilidium ciliare* вытесняют остальные мхи. Переход в кустарниковой синузии от доминирования *Salix fuscescens* к доминированию *S. pulchra* (см. таблицу) для синузии рыхлоковровых мхов решающего значения не имеет: ценотическая роль обоих кустарников (сконцентрированных вблизи пятен грунта) для этой синузии, по-видимому, одинакова.

Третье звено ряда приурочено к участку шлейфа, также имеющего крутизну 2—3°. Но на этом участке начинаются верховья мелких оврагов, дренирующих шлейф. В результате в эдификаторной синузии уменьшается роль *Eriophorum vaginatum* (соотношение покрытий *Carex lugens* и *Eriophorum vaginatum* — 75 : 25 %). В синузии кустарничков также происходят изменения, вызванные непосредственно абиотическими причинами: под влиянием несколько увеличившейся нормы накопления снега происходит усиление роли *Salix polaris* (ПП увеличивается до 12 % от общего покрытия растительности). Вследствие усилившейся по сравнению с предыдущим звеном ряда степенью дренированности происходит вторжение в кустарничковую синузию шпалер *Dryas punctata* (ПП 10 %), при этом кустарник *Salix pulchra* вытесняется на пятна грунта. Таким образом, в этом типе тундр намечаются две синузии, являющиеся эдификаторными для синузии рыхлоковровых зеленых мхов. Создаются условия для формирования разреженного кочкарника. В этих условиях синузия Hylocomium splendens var. alaskanum + Aulacomnium turgidum вновь получает возможность консолидации: под листьями *Salix polaris* образуются довольно крупные коврики этой синузии до 60 см в поперечнике. При этом в ней резко уменьшается роль *Ptilidium ciliare*, а *Aulacomnium turgidum* образует мелкие диффузные вкрапления в ковер *Hylocomium splendens* var. *alaskanum.*

В четвертом звене ряда (уклон основной поверхности шлейфа — 2—3°) происходит одновременно нарастание степени нивальности и дренированности субстрата (последнее — благодаря боковым мелким оврагам). Соответственно этому происходят изменения в составе и соотношении покрытий видов эдификаторных синузий. Из синузии травянистых кочкообразователей полностью выпадает *Eriophorum vaginatum*, однако ПП *Carex lugens* не увеличивается, а остается на прежнем уровне и даже в некоторых случаях падает до 10—12 %, что является следствием усиления конкурентной мощности синузий кустарничкового яруса. Они представлены синузиями: шпалерных кустарничков (в которой наряду с *Dryas punctata* появляется *Salix phlebophylla*), полуполегающих кустарничков (*Vaccinium uliginosum* subsp. *microphyllum, V. vitis-idaea* subsp. *minus*) и стоячих кустарничков (*Salix tschuktschorum* с единичной примесью *Cassiope tetragona*). Суммарное ПП кустарничков в этом звене достигает 40 %. При этом покрытие синузии рыхлоковровых зеленых мхов остается высоким — около 40 %. Это, на наш взгляд, свидетельствует о том, что смена эдификаторной синузии не отражается (в определенной амплитуде) на степени развития (а также и составе) подчиненной синузии — Hylocomium splendens var. alaskanum + Aulacomnium turgidum. Кустарнички в нижней части шлейфа создают для рыхлоковровых мхов такой же режим существования, какой выше по шлейфу создавали кочкообразующие травы: довольно плотный покров кустарничков предохраняет мхи от попадания прямых солнечных лучей (выше по шлейфу эту функцию частично несли крупные кочки осоки и пушицы), способствует равномерному (в пространстве) и постепенному (во времени) сходу снега и соответственно увлажнению поверхностного горизонта почвы.

В пятом звене (уклон поверхности 1°) происходит дальнейшее усиление нивальности, в результате чего в растительном покрове эдификаторная роль переходит к синузии стоячих кустарничков Salix tschuktschorum + Cassiope tetragona. Это звено в целом можно рассматривать как экотонное по отношению к типу тундр, в котором эдификаторной биоморфой является биоморфа кочкообразующих трав. Синузия кустарничков довольно активно вытесняет кочки *Carex lugens* и почти полностью господствует в наноложбинках. Именно здесь, в нижнем ярусе (по днищу ложбинок), и представлена синузия рыхлоковровых мхов. Но в последней происходят сильные изменения состава (увеличение роли *Drepanocladus uncinatus, Racomitrium lanuginosum*), дробление и обособление в пространстве дерновинок *Aulacomnium turgidum*, что описано нами выше. Причина этого — режим сильной заснеженности, благодаря которому и формируется синузия кустарничков-гемихионофилов.

Гипсометрически ниже, при переходе к борту ручья (уклон 15—18°; рис. 3, зона *В*) из растительного покрова полностью выпадают синузия кустарничков, а вслед за ней и синузия рыхлоковровых мхов. В нижнем, приземном, ярусе формируется синузия Cetraria delisei как следствие резкого изменения условий среды — перехода к режиму макрохионного местообитания. Такой участок растительного покрова мы рассматриваем как образование, уже не относящееся к фитоценотическому ряду, выделяемому нами по присутствию во всех его звеньях синузии Hylocomium splendens var. alaskanum + Aulacomnium turgidum.

Экологической предпосылкой для формирования описанного фитоценотического ряда является постепенное нарастание степени нивальности и дренированности субстрата к пятому звену, т. е. сверху вниз по подгорному шлейфу. В этом отношении такой фитоценотический ряд может совпадать по объему с экологическими микропоясными рядами, обычно выделяемыми в тундровой зоне по фактору заснеженности или дренированности субстрата. Однако такое совпадение является, на наш взгляд, только морфологическим. Выделению экологических поясных рядов обычно не предшествует анализ их ценотического сложения, в частности их синузиальной структуры, и поэтому в таких рядах не выявляется их фитоценотическая общность. В рассмотренном же нами примере фитоценотического ряда связующим моментом является именно фитоценотическая общность. Сущностью последней является факт перемещения синузии Hylocomium splendens var. alaskanum + Aulacomnium turgidum в пределах нескольких вариантов одного типа тундр, в которых происходит смена эдификаторной синузии. Эта смена в минимальной степени влияет на условия существования синузии рыхлоковровых зеленых мхов, которые для нее создает тот или иной эдификатор. Именно благодаря формированию ценотически относительно сходных условий и создается возможность для довольно активного перемещения синузии Hylocomium splendens var. alaskanum + Aulacomnium turgidum в пределах фитоценотического ряда. Сама эта синузия в пределах такого фитоценотического ряда не остается неизменной: смена эдификаторов влияет на соотношение видов, включение или выпадение тех или иных видов, степень дробления или, наоборот, «спайности» мохового ковра. В этом можно видеть не столько следствие прямой реакции синузии мхов на условия местообитания, сколько проявление зависимости моховой синузии от условий, создаваемых для нее эдификаторами.

До сих пор мы рассматривали фитоценотический ряд безотносительно его ранга в целом и ранга формирующих его образований — звеньев. Мы ограничились принятой в первой статье (Холод, 1997) посылкой о типе тундр — безранговом образовании, имеющем единые характер сложения дернины (сходную степень сомкнутости) и состав биоморф эдификаторной и подчиненной синузий. Из этой посылки следует, что один тип тундры может включать в себя несколько типологических категорий растительности (например, на уровне ассоциаций), отличающихся друг от друга только видовым составом биоморф и синузий при остающихся постоянными биоморфном составе и синузиальном сложении. В целом же безранговый характер понятия «тип тундры» позволяет проследить исторический процесс становления его синузиальной структуры, в котором участвуют ценотические образования разного ранга. Именно последним обстоятельством и вызвано введение нами понятия «тип тундр», позволяющего провести такой анализ, избегая при этом предварительного установления ранга образований, входящих в тот или иной тип (или его вариант). Каждый тип тундр является единым генетическим образованием (ценогенетическим, но не флорогенетическим), о чем свидетельствует его своеобразная синузиальная структура, отличающаяся от таковой других типов тундр. Синузиальная структура является результатом процессов ингрессии и эгрессии синузий, которые протекали по-разному в разных типах тундр. В исследованном нами районе в качестве одного типа тундр выступают, с одной стороны, все пятнистые тундры (звенья) фитоценотического ряда, а с другой — все варианты цельнопокровных сфагновых тундр, рассмотренные в первой статье (Холод, 1997). В таком понимании тип тундры становится довольно объемным понятием, включающим в себя отдельные синузии, микрогруппировки (или фрагменты фитоценозов) и сообщества (фитоценозы).

Сопоставление фитоценотического ряда с экологическими микропоясными рядами, проведенное выше, требует уточнения ранга этого образования. Известно, что микропоясные экологические ряды имеют ранг микрокомбинаций, составные части которых представлены обычно фитоценозами. Однако в тундре (Холод, 1997) многие территориальные образования растительного покрова имеют в своей основе не фитоценозы, а фрагменты фитоценозов, самостоятельно существующие синузии, а также агрегации — совокупности ценотически не взаимосвязанных между собой растений. Если рассмотренные в первой статье цельнопокровные сфагновые тундры (составные части комплексов и неупорядоченных структур) являются фитоценозами, то звенья фитоценотического ряда таковыми не являются, поскольку в них отсутствует мощный эдификатор, который создавал бы гомогенную среду обитания для других растений. Поэтому в звеньях формируется мозаичный растительный покров, элементы которого имеют разные эдификаторы. В исследованном нами фитоценотическом ряду наиболее конкурентомощное растение — осока *Carex lugens*. Но этот вид далеко не на всех позициях фитоценотического ряда является эдификатором. Ослабление эдификаторной роли *C. lugens* особенно сильно проявляется при разреживании кочкарника — именно в этом случае и происходит образование различных микрогруппировок. Безусловно, такие микрогруппировки характерны для каждого звена описанного фитоценотического ряда. В то же время нами выше отмечены сложность выделения микрогруппировок, отсутствие ясных границ между ними, особенно при ослаблении эдификаторной силы *C. lugens*. В последнем случае отсутствие ясных границ можно рассматривать как следствие взаимоналожения микрогруппировок, наложения микрогруппировок и отдельных синузий, что свидетельствует о тесном процессе взаимодействия этих ценотических элементов. В результате этого процесса возникают ценотические системы, хотя и не имеющие общего эдификатора, но тем не менее представляющие собой единую систему с довольно устойчивым набором элементов. Это позволяет нам сделать вывод о другом, нежели фитоценоз, типе образований растительного покрова, лежащем в основе каждого звена фитоценотического ряда. Такие образования получили в литературе название элементарного разнокачественного ареала (ЭРА) (Сочава, 1972), а применительно к растительности тундровой зоны — интегральной ценотической системы (Норин, 1987). Признавая, что такие системы являются ценофункциональным образованием, мы считаем в то же время, что морфологически эти образования (занимающие площадь мезоразмера) вполне соизмеримы с традиционно выделяемыми в тундровой зоне фитоценозами. Именно поэтому мы считаем возможным сопоставлять объем выделенного нами фитоценотического ряда с объемом экологических микропоясных рядов и рассматривать такой фитоценотический ряд как образование надценотического или ландшафтного уровня неоднородности.

Таким образом, мы кратко рассмотрели фитоценотические предпосылки формирования гетерогенного растительного покрова и показали внутреннюю фитоценотическую связь его структур. В следующей статье мы рассмотрим на предложенных нами примерах возможные пути эволюционного становления структур растительного покрова.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект 96-04-50780).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абрамова А. Л., Савич-Любицкая Л. И., Смирнова З. Н. Определитель листостебельных мхов Арктики СССР. М.; Л., 1961. 714 с.

Александрова В. Д. О влияиии экспозиции нанорельефа на почвенный микроклимат и на развитие растений в арктической тундре // Тр. МОИП. 1960. Т. 3. С. 11—26.

Мазинг В. В. Структура растительного покрова полярных пустынь мыса Челюскин // Уч. зап. Тарт. гос. ун-та. 1982. Вып. 590. С. 3—21.

Макарова И. И., Катенин А. Е. Лишайники межгорной равнины и низкогорий в среднем течении реки Амгуэмы на западе Чукотского полуострова // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 2. С. 159—169.

Миняев Н. А. Структура растительных ассоциаций. (По материалам исследования чернично-вороничной серии ассоциаций в Хибинском горном массиве). М.; Л., 1963. 262 с.

Норин Б. Н. Эдификатор, интегральная (комплексная) фитоценотическая система, агрегация, фитохора, растительность и растительный покров — дискуссионные вопросы теории фитоценологии // Бот. журн. 1987. Т. 72. № 11. С. 1427—1435.

Сочава В. Б. Классификация растительности как иерархия динамических систем // Геоботаническое картографирование 1972. Л., 1972. С. 3—18.

Холод С. С. Ценотический подход к изучению пространственной неоднородности растительного покрова тундровой зоны. 1. Цельнопокровные кустарничково-травяно-моховые (сфагновые) тундры // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 8. С. 48—62.

Частухина С. А. Ценотические микрогруппировки в несвязном растительиом покрове горных тундр плато Путорана // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 11. С. 1570—1578.

Юрцев Б. А., Петровский В. В., Коробков А. А., Королева Т. М., Разживин В. Ю. Обзор географического распространения сосудистых растений Чукотской тундры // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1979. Т. 84. Вып. 5. С. 111—122; вып. 6. С. 74—83.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 14 VI 1996

SUMMARY

The interrelations among some sinusia in spotted shrub-grass-moss tundras of arctic coast of Chukotka are considered. Relations among edificatorian sinusia of tussock-forming grasses, dwarf shrubs, shrubs on one hand, and subordinate sinusia of loose-mat green moss, on the other, determine the potentials of a formation of territorial units of vegetation cover — phytocoenotic series. The binding factor of such series is a possibility of displacement of a moss sinusium Hylocomium splendens var. alaskanum + Aulacomnium turgidum within territorial combination of several variants of one tundra type. This possibiliy is determined by the formation of relatively similar ecological conditions for the loose-mat green moss in such variants by different edificators. The dimension of phytocoenotic series may coincide with that of ecological microzone series but the former have their own characteristics and other phytocoenotic distinguishing principles, the analysis of sinusial structure of different types of tundra.

УДК 581.524.4

© В. Б. Куваев, Т. Энгельшьён, Т. Ю. Толпышева

ОЧЕРК ХОЛОДНЫХ ГОЛЬЦОВЫХ ПУСТЫНЬ В ГОРАХ СЕВЕРНОЙ НОРВЕГИИ

V. B. KUVAEV, T. ENGELSKJØN, T. Yu. TOLPYSHEVA.
A SKETCH OF COLD ALPINE DESERTS IN MOUNTAINS OF NORTH NORWAY

При прокладке высотных профилей в горах области Тромсё в 1995 г. во флоре холодных гольцовых пустынь (ХГП) выявлено 57 таксонов сосудистых растений, 18 — мхов, 6 — печеночников, 56 — лишайников, в том числе 32 таксона, свойственных исключительно поясу ХГП. В растительности отмечены 3 формации собственно ХГП (Frigorideserta crustaceo-lichenosa и др.) и 2 формации высокогорных пустошей с преобладанием *Juncaceae* и *Festuca ovina* s. l. Флора и растительность ХГП специфичны, и пояс ХГП совершенно самостоятелен по отношению к тундровому, представляя собой звено в едином циркумполярном гольцово-пустынном ландшафте субарктических гор. Сравнение с ХГП гор Путорана показало, что в центре континентальной Субарктики высотные показатели большинства видов понижаются.

Холодные гольцовые пустыни (ХГП) были охарактеризованы в советской ботанической литературе впервые 37 лет назад (Куваев, 1961). Ботаническое содержание их было убедительно обосновано (Городков, 1943, 1952, 1956 и др.; Александрова, 1950, 1957, 1983 и др.; Андреев, 1950; Короткевич, 1970, 1972, и др.). Однако самостоятельность ландшафта и пояса ХГП долгое время игнорировалась или оспаривалась: например, в «Атласе Арктики» (1985) и термин, и понятие холодных пустынь отсутствуют. Тем не менее циркумполярный ландшафт гольцовых пустынь охарактеризован как в русской (Куваев, 1985), так и зарубежной (Engelskjøn, 1994) литературе. Установлено, что образуемый этим ландшафтом пояс, четко выраженный в горах бореальной и более северных зон, занимает строго определенное место в системе поясности между тундровым и нивальным поясами (Горчаковский, Куваев, 1985). Высокогорные ландшафты севера Скандинавии, в том числе и гольцово-пустынные, исследовались многими учеными (Fries, 1913, 1917; Du-Rietz, 1924, 1925; Gjärevoll, 1956, 1965a, b; Rune, 1965; Rafstedt, 1977; Andersson et al., 1981, и др.). Их методические подходы и полученные данные в известной мере обобщены в монографии «High- and mid-alpine vegetation in North Scandinavia...» (Engelskjøn, 1994).

В настоящей статье излагаются конкретные материалы по гольцовым пустыням в горах северной Норвегии, поскольку исследование этого ландшафта важно для представлений о соотношении глобальных экосистем и имеет большой научный интерес.

Материал и методика. Физико-географическая характеристика района работ

Исследования проводились с 17 июля по 16 августа 1995 г. В. Б. Куваевым при участии T. Engelskjøn и A. Kirchhefer с базированием в городах Барду и Тромсё по методике, ранее здесь не применявшейся.

От подножия до вершин прокладывали высотные профили: через каждые 100 м высоты делали подробные геоботанические описания с охватом всей флоры на

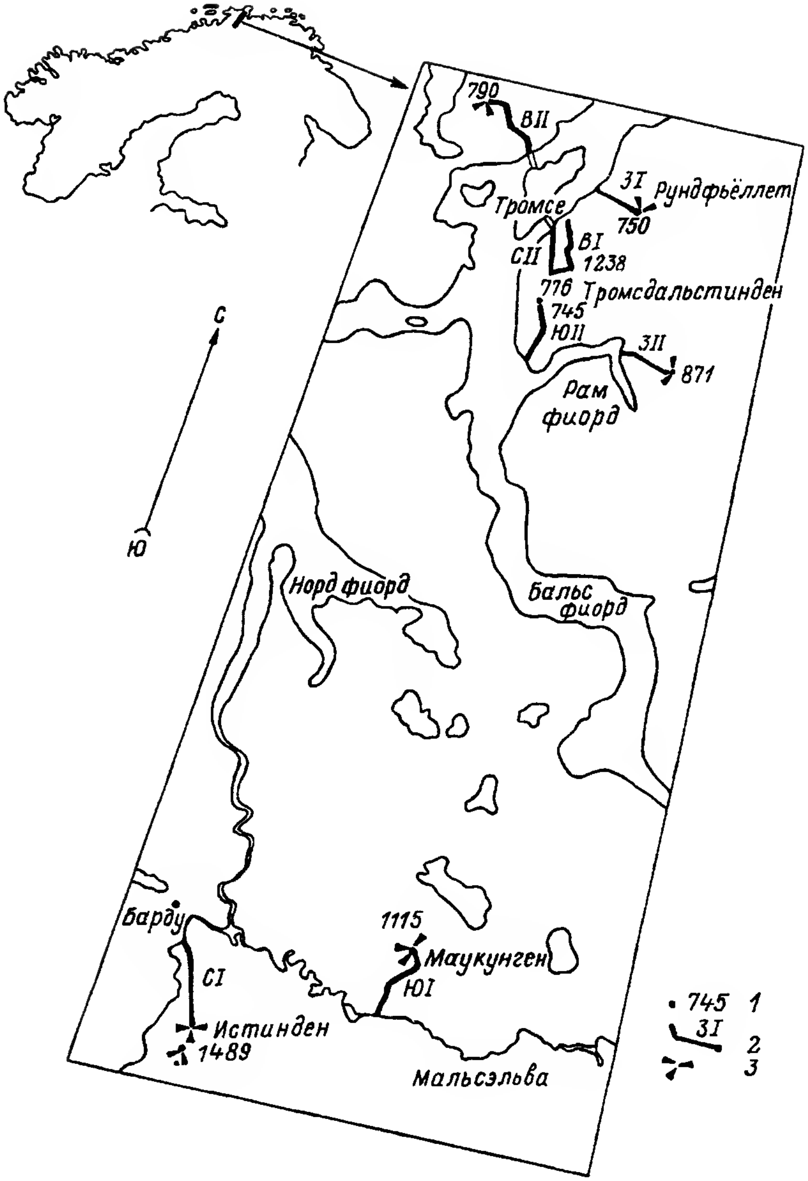


Рис. 1. Районы работ и размещение высотных профилей.

1 — высота над ур. м., м (вершины гор); *2* — высотные профили (*3I* — западный первый и т. д.); *3* — гольцовые пустыни.

площадках 5 × 20 м, ориентированных поперек склона. Всего 8 профилей, по 2 для всех основных экспозиций (север, восток, юг, запад). Описания документировали гербарными образцами сосудистых растений, мохообразных и лишайников. Сборы критически обрабатывали. Затем по каждой высотной ступени (100, 200, 300 м и т. д.) составляли сводные таблицы и на основании математической обработки выявляли высотную приуроченность каждого вида на всех ступенях (подробнее см.: Куваев, 1980: 144 и др.). Обработку сосудистых растений проводили Куваев, T. Engelskjøn (Тромсё)), R. Elven (Осло); мхов — О. М. Афонина (Ботанический институт им. В. Л. Комарова — БИН РАН), печеночников — Н. А. Константинова (Поляр-

ТАБЛИЦА 1

Поясность в горах северной Норвегии

Пояс	Подпояса; господствующие формации
I — древесной растительности, 0—380 м[1]	1 — сосновых лесов (юг района, Барду), Sylvestri-Pineta, 0—120 м 2 — прямоствольных березняков, Callosi (Subarctici)-Betuleta, 0(60)—285 м 3 — березовых криволесий, Czerepanovii-Betuleta, 285—380 м
II — подгольцовых тальников, 440—515 м, не повсеместно	1 — Glauci (Lanati)-Saliceta, 440—515 м
III — альпийско-тундровый, 380(440)—825(1000) м	1 — горных пустошей, Myrtilli-Avenelleta, 380(440)—555 м 2 — альпийско-тундровый, Empetreta, Dryadeta etc., 555—825(1000) м
IV — гольцово-пустынный, от 825(1000) м до нивального пояса	1 — гольцовых пустынь, и высокогорных пустошей Luzulae-Junceta (Festuceta), выше 825(1000) м
V — нивальный — выше гольцовых пустынь[2]	

Примечание. [1] Приведеиа высота над уровнем моря. [2] Граница пустынного и нивального поясов нами не достигнута, поэтому ее уровень не приводится.

но-альпийский ботанический сад-институт — ПАБСИ РАН), лишайников — Т. Ю. Толпышева (Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова — МГУ). Коллекции сосудистых растений и лишайников из гольцовых пустынь хранятся в MW, мхов — в LE, печеночников — в KRABG.

Исследованный район (68° 55′—69° 45′ с. ш., 18° 30′—19° 30′ в. д.) относится к области Тромсё (Tromsø fülke) (рис. 1). Основная территория образована гористыми островами и полуостровами, разделенными фиордами 4—8 км шир. Подножия гор подходят практически к берегам фиордов, прибрежные равнины почти не выражены. Горный рельеф сочетает в себе черты альпийского и сибирского типов, местами выражен нивальный пояс с ледниками. Горы сложены гнейсами, гранитами и др.; обычны выходы кварцитов, мраморов и т. п. метаморфизированных пород нижнего палеозоя. Климат определяется влиянием теплого Северо-Атлантического течения (Гольфстрима) и заполярным положением района; он несколько влажнее и мягче, чем на Кольском п-ове. Годовая сумма осадков колеблется от 300 до 3000 мм; средние ее значения для Тромсё — около 1035 мм. В прибрежных районах холоднее, чем во внутренних; около 6 мес средняя температура воздуха ниже 0 °С. Средняя температура января составляет от +2 до −12 °С, июля — от 10 до 17 °С; максимальная температура достигает 30 °С (Ерамов, 1950, 1974; Похлебкин, 1971). Лето 1995 г. по холодам и обилию осадков не имело аналогов, видимо, за последние 50 лет: на высотах около 1000 м[1] даже в конце июля—начале августа были дожди со снегом.

Результаты и их обсуждение

Выявленная ботанико-географическая поясность в районе работ представлена в табл. 1.

Гольцовые пустыни (рис. 2) достигнуты на 5 профилях (табл. 2). Средняя высота иижней границы ХГП — 825 м над ур. м.

---

[1] Высоты даются в метрах над уровнем моря.

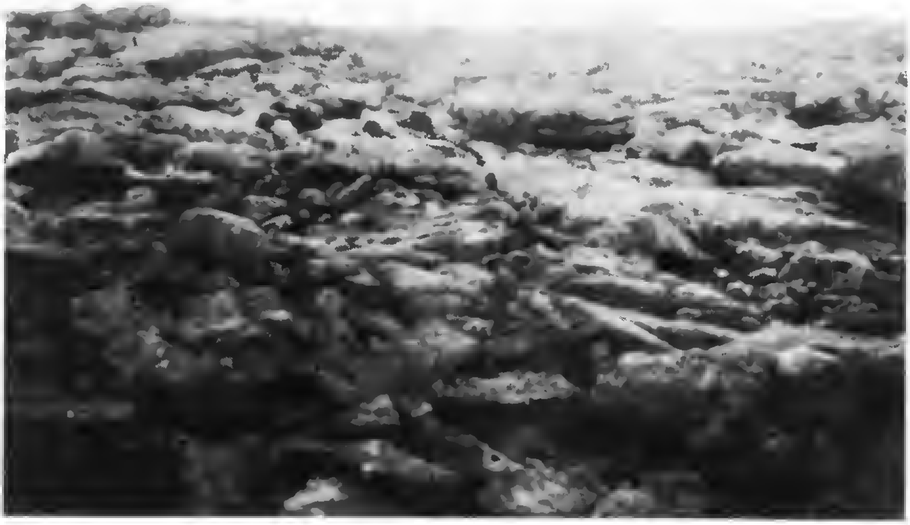


Рис. 2. Гольцовая пустыня на вершине горы Шторкьёлен (790 м) к северо-западу от Тромсё. В центре справа — фрагмент осоково-ожиковой пустоши.

ТАБЛИЦА 2

Местонахождение исследованных гольцовых пустынь

Гора	Высота над ур. м., м	Экспозиция
Истинден	1000	Северная
Маукунген	990	Южная
Шторкьёлен	705	Восточная
Рундфьёллет	595	Западная
Фагерфьёллет	830	»

Сравнительно с Кольским п-овом (Хибины) границы поясов в условиях более океанического климата северной Норвегии обычно несколько ниже:

	Область Тромсё	Хибины
Верхняя граница пояса древесной растительности	380 (440)	450 (480)
Верхняя граница пояса альпийско-тундровой растительности	825 (1000)	850—900
Нижняя граница ХГП	825 (1000)	850—900

Флора холодных гольцовых пустынь северной Норвегии

Ранее отмечалось, что на разных долготах флора субарктических гольцовых пустынь сохраняет определенное единство, но в каждом секторе Субарктики роль видов меняется, появляются одни и исчезают другие специфичные виды (Куваев, 1985). Естественно, флора норвежских гольцовых пустынь наиболее близка к флоре пустынь Кольского п-ова, в частности Хибинских гор (Серебряков, Куваев, 1951/1952; Мишкин, 1953). Но упомянутая специфика прослеживается и здесь.

Сосудистые растения

Материалы по сосудистым растениям наиболее полны. Всего в пустынном поясе нами на профилях отмечено 53 вида, к ним добавлены не встреченные нами, но приводимые в литературе (Lid, Lid, 1994) виды *Deschampsia alpina*,[2] *Poa alpina*, *Ranunculus sulphureus*, *Saxifraga rivularis*; всего получилось 57 видов сосудистых растений из 39 родов и 18 семейств (табл. 3).

Виды, обнаруженные в ХГП, распадаются на 3 группы (табл. 3): 1) встреченные только в поясе ХГП; 2) имеющие максимум приуроченности в поясе ХГП, но заходящие в нижележащие пояса; 3) имеющие максимум в нижележащих поясах, но заходящие в пояс ХГП. Виды, не заходящие в ХГП, нами не рассматриваются.

В 1-ю группу — приуроченных (почти) исключительно к поясу ХГП — входят 14 видов, среди них больше всего арктических видов — 5 (табл. 3). К ним близки альпийско-арктические (метаарктические — заходящие из Арктики на юг по горам сравнительно недалеко, до подзоны северной тайги) *Salix polaris, Ranunculus pygmaeus, Antennaria lanata* и, видимо, весьма интересный гибрид *Luzula confusa* × *arcuata*. Собственно арктоальпийских видов 5. По принадлежности к типам ареалов преобладают виды (почти) циркумполярные (7 видов — *Poa arctica, Luzula confusa, Ranunculus pygmaeus, R. sulphureus, Saxifraga nivalis* subsp. *tenuis, S. rivularis, Pedicularis hirsuta*). 2 вида — амфиатлантические (*Deschampsia alpina, Beckwithia glacialis*); прочие типы — североевропейский, (евро)сибирский и др. — представлены каждый 1 видом.

Во 2-ю группу входят 22 вида (табл. 3). Здесь господство переходит к арктоальпийским видам, составляющим почти половину группы (всего 10). Арктических и метаарктических видов в сумме 8. Роль прочих элементов несущественна. По типам ареалов преобладают циркумполярные виды — их 10, почти половина группы. Повышено участие амфиатлантических таксонов (*Cassiope hypnoides, Erigeron uniflorus* subsp. *borealis, Sibbaldia procumbens; Gnaphalium alpinum* — также Средняя и Центральная Азия). По численности к ним приближаются евразиатские таксоны — *Festuca ovina* subsp. *elata, Rhodiola rosea* s. l., евросибирский вид *Saussurea alpina*. Прочие типы ареалов мало значимы (европейские виды *Carex bigelowii, Luzula arcuata*, западносибирско-европейский *Hieracium alpinum*, восточноазиатско-евроамериканский *Silene acaulis*).

В 3-й группе насчитывается 21 вид (табл. 3). Здесь в ущерб арктическому (1 вид — *Pedicularis flammea*) и другим элементам исключительную роль приобретают арктоальпийские (13 видов, почти 62 %: *Cryptogramma crispa, Trisetum spicatum, Poa alpina* (в пустынном поясе f. *vivipara*) и др.). Здесь появляются даже гипоарктические виды — *Calamagrostis lapponica, Taraxacum croceum* s. l. Заметна роль горных видов (альпийский вид *Antennaria alpina*, арктомонтанный *Arabis alpina*, преимущественно субальпийский *Viola biflora*), из прочих элементов участвует лишь гипоарктоальпийский *Empetrum nigrum* subsp. *hermaphroditum*. При сохраняющемся высоком значении циркумполярных видов (всего 9) для 3-й группы характерно возрастание

---

[2] Авторы видовых названий приведены по сводке С. К. Черепанова (1995).

ТАБЛИЦА 3

Распределение сосудистых растений гольцовых пустынь северной Норвегии по высотным ступеням

Вид	Высотные ступени, м											Геоэлемент, тип ареала
	100	100	200	300	400	500	600	700	800	900	1000 и более	
	приурочениость, %											
Cryptogramma crispa (3)							13		13			а-ал, ам-е-аз
Huperzia arctica (2)				13	13	50	13	38	38	67	50	ал-а, цирк
Hierochloë alpina (2)					13	13		13			50	а-ал, цирк
Calamagrostis lapponica (3)						25	25	38	13	33	50	г-а, ~цирк
Deschampsia alpina (1)											+	а-ал, амфиатл
Trisetum spicatum (3)							13	500	50	33	50	а-ал, цирк
Poa alpina (3)			13	25	38	13	38	50	25	33	100	а-ал, ам-сиб-е
P. arctica (1)											+	а-ал, цирк
Festuca ovina subsp. *elata* (3)					13	25	75	750	50	67	100	а-ал, е-аз
Carex bigelowii (2)					25	38	50	38	50	67	100	а-ал, е
Juncus trifidus (3)				13	50	63	88	75	75	33	50	а-ал, амфиатл
Luzula arcuata (2)						13		25	38	33		а, е
L. confusa (1)											50	а-ал, цирк
L. confusa × *arcuata* (1)								13	25		50	ал-а?, с-е
L. spicata (3)					38	38	50	63	75	100	50	а-ал, амфиатл
Salix herbacea (3)			13	13	38	75	75	50	75	100		а-ал, с-е-атл
S. polaris (1)								13	13	100	100	ал-а, е-аз+аляск
S. reticulata (3)			13		25		25	13	38	33	100	а-ал, цирк
Oxyria digyna (2)							25	13	13	33	100	То же
Polygonum viviparum (2)	38	25	38	50	75	88	50	75	75	100	100	» »
Cerastium alpinum (3)								38	50	33	50	» »
C. arcticum (1)									13			а, е-ам
Minuartia biflora (2)								13			50	а-ал, цирк

ТАБЛИЦА 3 (*продолжение*)

Вид	Высотные ступени, м											Геоэлемент, тип ареала
	100	100	200	300	400	500	600	700	800	900	1000 и более	
	приуроченность, %											
Silene acaulis (2)					25	50	75	100	100	100	100	а-ал, в-аз-е-ам
Beckwithia glacialis (1)								13	13	33	100	а-ал, амфиатл
Ranunculus nivalis (2)								38	13	33	100	а, цирк
Ranunculus pygmaeus (1)										33	50	ал-а, цирк
R. sulphureus (1)											+	а, ~цирк
Thalictrum alpinum (3)	13	13	13	38		25	13	13		67	50	а-ал, цирк
Cardamine bellidifolia (3)						13	25	13				а-ал, цирк
Arabis alpina (2)							25		13		100	а-монт, амфиатл
Rhodiola rosea ÷ arctica (2)						13	25	25	25	33	100	с-ал, е-аз
Saxifraga cernua (2)								13			50	а-ал, цирк
S. nivalia subsp. *tenuis* (1)											100	а, ~цирк
S. oppositifolia (2)							25	13	38	67	50	ал-а, цирк
S. rivularis (1)											+	а, цирк
Potentilla crantzii s. l. (3)					25	13	38	13	13	33	50	г-а-ал, амфиатл
P. crantzii × *gelida* (2)					13		13			33	50	а, цирк?
Sibbaldia procumbens (2)					13	13	25	38	25	67	50	а-ал, цирк
Viola biflora (3)	38	13	63	75	63	63	38	50	50	67	50	с-ал, цирк
Loiseleuria procumbens (3)					38	50	50	38	25			а-ал, цирк
Phyllodoce caerulea (3)	13	13	13	25	13	38	75	38	25	33	100	а-ал, амфиатл
Cassiope hypnoides (2)							13	38	13	33	100	а, амфиатл
C. tetragona (3)							13			33	50	ал-а, цирк
Vaccinium vitis-idaea subsp. *minus* (3)				13	38	50	75	50	63	33	50	а-ал, цирк
Empetrum nigrum subsp. *hermaphroditum* (3)	75	50	50	63	100	75	100	33	50	33	50	г-а-ал, амфиатл

ТАБЛИЦА 3 (*продолжение*)

Вид	Высотные ступени, м											Геоэлемент, тип ареала
	100	100	200	300	400	500	600	700	800	900	1000 и более	
	приуроченность, %											
Pedicularis flammea (3)										33		а, амфиатл
P. hirsuta (1)											50	а, ~цирк
Erigeron uniflorus subsp. *borealis* (2)					13		13	13	25	33	50	ал-а, амфиатл
E. uniflorus subsp. *eriocalyx* (1)									13			а-ал, е-сиб
Antennaria alpina (3)							13	50	38	33	50	ал, с-е
A. lanata (1)											50	ал-а, е-аз
A. porsildii (2)							25				50	а, амфиатл
Gnaphalium supinum (2)						25	38	25	38	67	50	а-ал, амфиатл
Saussurea alpina (2)	38	38	38	50	63	25	25	25	63	67	100	а-бор-ал, е-сиб
Taraxacum croceum s. l. (3)	13		25	38	63	50	25	25	13	33	100	г-а, амфиатл
Hieracium alpinum (2)					25	50	63	38	38	67	100	а-ал, з-сиб-е

Примечание. «+» — виды, приведенные по литературным данным. Сокращения здесь и далее означают: а — арктический, а-ал — арктоальпийский, аз — азиатский, ал — альпийский, ам — американский, а-монт — арктомонтанный, амфиатл — амфиатлантический, бор — бореальный, в-аз — восточноазиатский, г-а — гипоарктический, е — европейский, з-сиб — западносибирский, с-ал — субальпийский, с-е — североевропейский, сиб — сибирский, цирк — циркумполярный. Здесь и в табл. 4 в скобках при названии вида указан номер группы: (1) — виды, встреченные только в поясе ХГП; (2) — виды, имеющие максимум приуроченности в поясе ХГП, но заходящие в нижележащие пояса; (3) — виды, заходящие в ХГП, но с максимумом в нижележащих поясах.

участия амфиатлантических таксонов (всего 8 вместе с амфиокеаническим *Phyllodoce caerulea*). Характерно для более низких ступеней участие чисто европейских *Salix herbacea* и *Antennaria alpina.* Наличием американских связей отличаются *Cryptogramma crispa, Poa alpina* и уже упоминавшийся *Luzula spicata.*

Таким образом, из 3 групп видов сосудистых растений в гольцовых пустынях 1-я, специфичная именно для них, характеризуется преобладанием арктических циркумполярных таксонов. Во 2-й перевес переходит к арктоальпийским видам, а участие циркумполярных таксонов еще больше. Наконец, 3-я группа характеризуется полным господством арктоальпийских и появлением гипоарктических видов, а по типам ареалов — высоким участием амфиатлантических и амфиокеанических видов.

Мохообразные

В поясе гольцовых пустынь обнаружено 6 видов печеночников (*Hepaticae*) из 5 родов 3 семейств (*Jungermanniaceae, Gymnomitriaceae, Ptilidiaceae*) (табл. 4). Данных для их географо-генетического анализа недостаточно.

Коллекция листостебельных мхов (*Musci*) из гольцово-пустынного пояса недостаточно полна. В ней выявлено 18 видов из 11 родов 9 семейств (табл. 4). Эти виды распадаются, как и сосудистые растения, на те же 3 группы.

По предварительным данным, 1-я группа включает в себя 5 видов, среди которых отмечены аркто-гипоарктический *Kiaeria falcata*,[3] арктоальпийский *Dicranum acutifolium*, гипоарктический *Timmia falcata.* Несколько странно обнаружение только в этом поясе космополитного вида *Distichium capillaceum* и арктобореального *Kiaeria glacialis.* По типам ареалов наряду с космополитным *Distichium capillaceum* отмечены циркумполярные *Kiaeria glacialis, Dicranum acutifolium*, евразиатский *Timmia austriaca* и амфиатлантический *Kiaeria falcata.*

2-я группа наиболее многочисленна, для нее характерны виды с весьма широким распространением. Это почти космополитный *Polytrichum alpinum*, приближающийся к космополитам арктоальпийский *Racomitrium lanuginosum*, биполярные арктоальпийские *Andreaea rupestris* s. l., *Polytrichum piliferum*, голарктический *Dicranum congestum.* Несколько менее широким распространением обладает *Racomitrium microcarpum* — циркумполярный арктоальпийский. К нему примыкает *Hylocomium splendens* var. *obtusifolium*: эта разновидность относится к арктическому геоэлементу.

3-я группа содержит 5 видов, также характеризующихся очень широким распространением. Это (почти) космополитные *Polytrichum juniperinum, P. strictum*, гемикосмополит *Drepanocladus uncinatus*, (почти) циркумполярные *Dicranum bergeri* и *Mnium spinosum.* Последние 2 вида определенно тяготеют к бореальному геоэлементу (табл. 4).

Таким образом, все группы мхов, связанные с гольцовыми пустынями, характеризуются преобладанием видов с очень широкими ареалами. Это виды преимущественно космополитные, голарктические, биполярные, циркумполярные. Единственный вид с более узким евразиатским типом ареала — *Timmia austriaca.* Некоторая дифференциация намечается лишь по геоэлементам. В 1-й группе специфичны аркто-гипоарктический вид *Kiaeria falcata*, во 2-й — арктоальпийские *Andreaea rupestris* s. l., *Polytrichum piliferum, Racomitrium lanuginosum, R. microcarpum*; специфику 3-й группы представляют тяготеющие к бореальному элементу *Dicranum bergeri* и *Mnium spinosum.*

Лишайники

На профилях было отмечено 56 таксонов лишайников (54 вида и 2 разновидности) из 18 родов 12 семейств (табл. 5). Они делятся на 3 группы. К 1-й группе относятся 12 видов. Наиболее специфичный для этой группы арктический геоэлемент

---

[3] Авторы видов приведены в работах: Ignatov, Afonina, 1992; Konstantinova et al., 1992.

ТАБЛИЦА 4

Систематический список мохообразных (*Bryophyta*) гольцовых пустынь северной Норвегии

Семейство	Вид	Геоэлемент, тип ареала
	Hepaticae	
Jungermanniaceae	*Tetralophozia setiformis* (3)	а-ал, цирк
	Barbilaphozia hatcheri (3)	а-ал, бипол
	Lophozia confertifolia (3)	а-ал, цирк
Gymnomitriaceae	*Gymnomitrion apiculatum* (3)	То же
	G. concinnatum (3)	» »
Ptilidiaceae	*Ptilidium ciliare* (3)	» »
	Musci	
Andreaeaceae	*Andreaea rupestris* (2)	а-ал, бипол
Polytrichaceae	*Polytrichum alpinum* (2)	а-ал, ~косм
	P. juniperinum (3)	То же
	P. piliferum (2)	а-ал, бипол
	P. strictum (3)	а-бор, ~косм
Ditrichaceae	*Distichium capillaceum* (1)	косм
Dicranaceae	*Kiaeria falcata* (1)	а-г-а, амфиатл (Сев.-Зап. Америка)
	K. glacialis (1)	а-бор, цирк
	Dicranum acutifolium (1)	а-ал, цирк
	D. bergeri (3)	а-бор, цирк
	D. congestum (2)	а-г-а, гол-а
Grimmiaceae	*Racomitrium lanuginosum* (2)	а-ал, ~косм
	R. microcarpum (2)	а-ал, цирк
Mniaceae	*Mnium spinosum* (3)	г-а-бор, цирк
Timmiaceae	*Timmia austriaca* (1)	г-а, е-аз
Leskeaceae	*Pseudoleskea radicosa (Lescuraea radicosa)* (1)	монт-м-зон, цирк
Amblystegiaceae	*Drepanocladus uncinatus* (3)	косм
Hylocomiaceae	*Hylocomium splendens* var. *obtusifolium* (3)	а, цирк

Примечание. бипол — биполярный, гол-а — голарктический, косм — космополитный, м-зон — мультизональный. Остальные сокращения те же, что и в табл. 3.

представляет только альпийско-арктический *Umbilicaria arctica.*[4] Господствуют арктоальпийские виды *Sphaerophorus fragilis* и др., к ним, видимо, относится также *Ochrolechia lapuensis* (всего 10 видов). Более южные элементы представлены одним арктобореальным видом *Mycobilimbia hypnorum.* По типам ареалов половина видов голарктические; с принятием *Cladonia metacorallifera* за голарктический их всего 6. 3 вида — биполярные (виды *Sphaerophorus, Varicellaria rhodocarpa*). *Alectoria ochroleuca* и *Umbilicaria proboscidea* имеют мультирегиональный тип ареала (Голарктика + другие континенты). Лишь *Ochrolechia lapuensis* отличается более узким, видимо европейским, ареалом. В систематическом плане характерно преобладание накипных форм из семейств *Lecideaceae* и *Pertusariaceae*, тогда как род *Cladonia* представлен только 1 видом.

2-я группа содержит 22 таксона. Здесь также господствуют арктоальпийские виды (16 видов, т. е. почти 3/4 от всего состава). Единственный арктический таксон — *Cetraria islandica* var. *polaris* Rass., которую в силу морфологической и географичес-

---

[4] Названия таксонов даны по: Nobel et al., 1987.

ТАБЛИЦА 5

Систематический список лишайников (*Lichenes*) гольцовых пустынь северной Норвегии

Семейство	Вид	Геоэлемент, тип ареала
Sphaerophoraceae	*Sphaerophorus fragilis* (1)	а-ал, бипол
	S. globosus (1)	То же
Peltigeraceae	*Solorina crocea* (2)	а-ал, гол-а
Nephromataceae	*Nephroma expallidum* (2)	а-ал, цирк
Lecideaceae	*Mycobilimbia hypnorum* (1)	а-бор, гол-а
	Lecidea beringeriana (1)	а-ал, гол-а
	Rhizocarpon geographicum (2)	косм
	R. riparium (2)	монт, м-рег
Parmeliaceae	*Parmelia alpicola* (2)	а-ал, цирк
	P. saxatilis (3)	~а-бор, гол-а
	Cetraria cucullata (3)	а-ал, гол-а
	C. ericetorum (3)	г-а-монт, м-рег
	C. hepatizon (1)	а-ал, гол-а
	C. islandica (3)	а-монт-бор, ~косм
	C. islandica var. *polaris* (2)	а, цирк
	C. nivalis (3)	а-ал, цирк
	C. aculeata (2)	а-бор, м-рег
	Pseudephebe pubescens (2)	а-ал, бипол
Alectoriaceae	*Alectoria ochroleuca* (1)	а-ал, м-рег
Stereocaulaceae	*Stereocaulon alpinum* (2)	а-ал, бипол
	S. glareosum (2)	а-ал, м-рег
	S. paschale (3)	г-а-монт, м-рег
	S. spathuliferum (2)	а-ал, м-рег
	S. vesuvianum (2)	а-ал, гол-а
	S. vesuvianum var. *nodulosum* (2)	То же
Cladoniaceae	*Cladonia amaurocraea* (3)	монт-а-бор, м-рег
	C. bellidiflora (3)	а-ал, м-рег
	C. cariosa (3)	То же
	C. carneola (3)	г-а-бор, гол-а
	C. coccifera (3)	а-бор, м-рег
	C. cornuta (3)	монт-г-бор, м-рег
	C. crispata (3)	бор, м-рег
	C. deformis (3)	монт-бор, ~косм
	C. ecmocyna (3)	г-а-монт, м-рег
	C. furcata (3)	бор, м-рег
	C. gracilis (3)	бор, косм
	C. metacorallifera (1)	а-ал, гол-а
	C. pleurota (3)	г-а-бор, м-рег
	C. pyxidata (3)	косм
	C. rangiformis (3)	арид-м-зон, м-рег
	C. uncialis (2)	м-зон, ~косм
	Cladina mitis (3)	ал-а-бор, м-рег
	C. rangiferina (3)	То же
Siphulaceae	*Thamnolia vermicularis* (2)	а-ал, бипол
Umbilicariaceae	*Umbilicaria arctica* (1)	ал-а, цирк
	U. cylindrica (2)	а-ал, м-рег

Семейство	Вид	Геоэлемент, тип ареала
	Umbilicaria hyperborea (2)	а-ал, м-рег
	U. proboscidea (1)	То же
	U. torrefacta (2)	а-ал, гол-а
Pertusariaceae	*Pertusaria dactylina* (2)	ал-а, гол-а
	Varicellaria rhodocarpa (1)	а-ал, бипол
Lecanoraceae	*Ochrolechia androgyna* (2)	а-ал, гол-а
	O. frigida (2)	а-ал, бипол
	O. gonatodes (1)	а-ал, гол-а
	O. lapuensis (1)	а-ал?, е
	O. tartarea (2)	а-ал, гол-а

Примечание. Таксоны расположены в основном по системе J. Poelt (в: Ahmadjian, Hale, 1974), названия таксонов — по W. Nobel et al., (1987). арид-м-зон — аридно-мультизональный, м-рег — мультирегиональный. Остальные сокращения те же, что и в табл. 3 и 4.

кой обособленности можно бы расценивать на уровне подвида. Переходным между арктическим и арктоальпийским элементами является метаарктический вид *Pertusaria dactylina*. Представители более южных элементов — арктобореальный *Coelocaulon aculeatum* и мультизональный *Cladonia uncialis*. Соотношения типов ареалов близки к наблюдающимся в 1-й группе: и здесь господствуют виды с очень широкими ареалами — голарктические (всего 7 — почти 1/3 состава), мультирегиональные (6 видов). Биполярных видов 4. Видов с более локальными типами ареалов здесь нет. Особенность систематического состава — повышенное значение родов *Stereocaulon* (5 таксонов), *Umbilicaria* и *Ochrolechia* (по 3 вида); и здесь из рода *Cladonia* представлен только 1 вид.

3-я группа (наименее специфичная — пришельцы из нижележащих поясов) насчитывает также 22 вида. Здесь особенно много видов *Cladonia* и *Cladina* (16 видов), а также *Cetraria* (4 вида), тогда как род *Stereocaulon* представлен всего 1 видом; виды *Umbilicaria*, *Lecideaceae*, *Pertusariaceae* отсутствуют. В географо-генетическом плане резко возрастает роль бореальных видов (*Cladonia cariosa*, *C. crispata* и др., всего 6); бореальный элемент в широком понимании (с близкими к ним арктобореальными *Parmelia saxatilis*, *Cladonia coccifera*, монтанно-бореальным *C. deformis* и др.) насчитывает 13 видов — более половины состава группы. Несколько особое место занимает аридно-мультизональный вид *Cladonia rangiformis*. Соответственно падает роль арктоальпийских (3 вида). В ареа-типологическом отношении здесь представлены особенно широкоареальные виды — мультирегиональные (всего 14), голарктические (всего 4), космополиты (всего 3). Из видов с более локальными ареалами можно назвать только *Cetraria ericetorum* (преимущественно западносибирско-американо-европейский).

В общем для лишайников 1-й группы сравнительно с другими растениями характерно падение численности и роли арктических видов, т. е. снижается специфичность лихенологического элемента в гольцовых пустынях; одновременно возрастает роль арктоальпийских видов. По типам ареалов все виды с очень широким распространением. Во 2-й группе арктоальпийский элемент получает резкий перевес (16 видов из 22), появляются более южные виды, а среди типов ареалов особенно значительную роль приобретают голарктический и мультизональный. В 3-й группе сильно возрастает значение более южных элементов — бореального и арктобореального; появляется аридно-мультизональный элемент. Это группа с исключительно широкими ареалами — мультирегиональным, голарктическим, космополитным.

Сравнительно-географический анализ флоры гольцовых пустынь северной Норвегии

Приводимая оценка основывается прежде всего на данных по сосудистым растениям (Серебряков, Куваев, 1951/1952; Мишкин, 1953; Флора Путорана, 1976; Куваев, 1980, 1985; Engelskjøn, 1994; Lid, Lid, 1994, и др.).

Сопоставление проведено с флорой Хибин (Кольский п-ов) и гор Путорана (север Средней Сибири). Для сравнения взяты виды 1-й и 2-й групп, связанные исключительно или преимущественно с поясом ХГП; привлечены отдельные горнотундровые виды, связанные с ХГП в Хибинах и (или) на плато Путорана. Растения гольцовых пустынь северной Норвегии, отсутствующие в более восточных горных системах, а также виды 3-й группы в основном исключены; всего использовано для сравнения 36 видов (табл. 6).

ТАБЛИЦА 6

Высотное распределение сосудистых растений гольцовых пустынь в северной Норвегии, Хибинах и горах Путорана

Вид	Сев. Норвегия			Хибины				Горы Путорана			
	А	Б	В	А	Б	В	изменения	А	Б	В	изменения
Huperzia arctica (2)	300	900	1000	320	1000	1100	п	300	500	1000	Нет
Hierochloë alpina (2)	400	1000	1000		700		суж	400	700—1000	1000	сн
Deschampsia alpina (1)		>1000		1000		1100	Нет				
Poa arctica (1)		>1000			1000		»	800	1000	1000	»
Festuca ovina subsp. *elata* (2)	400	1000	1000	320	800	900	сн	300	700	800	»
Carex bigelowii s. l. (2)	400	1000	1000	320	900	1100	Нет	600	1000	1000	суж
Luzula arcuata (2)	500	800	900	600	1000	1000	п	600	1000	1000	п
L. confusa (1)		1000		800	1000	1000	р	600	1000	1000	р
L. nivalis (3)		600		800	1000	1000	п	400	600—800	900	»
Salix herbacea (3)	200	500—900	900	800	1000	1000	»				
S. polaris (1)	700	900—1000	1000	600	900	1000	Нет	500	1000	1000	»
Oxyria digyna (2)	600	1000	1000	400	700—900	1100	сн	600	1000	1000	Нет
Polygonum viviparum (2)	100	900—1000	1000	400	600	900	»	300	700—900	1000	сн
Minuartia biflora (2)	600	1000	1000	500		800	»	300	800	800	»
Silene acaulis (2)	400	800—1000	1000	400	900	1100	Нет				
Beckwithia glacialis (1)	700	1000	1000	700	1000	1000	»				
Ranunculus nivalis (2)	700	1000	1000					600	900	900	сн
R. pygmaeus (1)	900	1000	1000	500		1100	р	400	1000	1000	р
R. sulphureus (1)		1240		800		900	сн	600	1000	1000	»
Cardamine bellidifolia (3)	500	600	700	700	1000	1000	п	400	1000	1000	»
Arabis alpina (2)	600	1000	1000	400		800	суж	300		750	сн
Rhodiola rosea s. l. (2)	500	1000	1000					500		800	»
Saxifraga cernua (2)	700	1000	1000	320		900	сн	300	1000	1000	»
S. nivalis subsp. *tenuis* (1)		1000		800		1000	р	500		800	»
S. oppositifolia s. l. (2)	600	900	1000	400	900	1100	»	900		1000	суж

ТАБЛИЦА 6 (*продолжение*)

Вид	Сев. Норвегия			Хибины				Горы Путорана			
	А	Б	В	А	Б	В	изменения	А	Б	В	изменения
Saxifraga rivularis (1)		2350		700		1000	сн		1000—1050		сн
Sibbaldia procumbens (2)	400	900	1000	320	700	1000	»		700		суж
Cassiope hypnoides (2)	600	1000	1000	320	900—1100	1100	р				
C. tetragona (2)	600	1000	1000	320	900	1100	»	400	800	1000	сн
Pedicularis hirsuta (1)		1000							1000		Нет
Erigeron uniflorus subsp. *borealis* (2)	400	1000	1000	700		800	суж				
E. uniflorus subsp. *eriocalyx* (1)		800						300	600	800	сн
Antennaria lanata (1)		1000						700		800	»
Gnaphalium supinum (2)	500	900	1000	400	800	1000	сн				
Saussurea alpina (2)	100	1000	1000	320	500—800	1000	суж				
Hieracium alpinum (2)	400	1000	1000	320	900	1000	Нет				

Примечание. А — нижняя граница распространения видов, Б — высотная приуроченность, В — верхняя граница распространения видов; изменения (по отношению к положению в северной Норвегии): п — повышение, р — расширение, сн — снижение, суж — сужение высотной амплитуды.

Сразу обращает на себя внимание высокая общность флор сосудистых растений ХГП северной Норвегии и Хибин. В Хибинах не обнаружено только 5 видов — *Ranunculus nivalis, Rhodiola rosea* s. l., *Pedicularis hirsuta, Erigeron uniflorus* subsp. *eriocalyx, Antennaria lanata*; общность флор ≈ 84 %. Это очень высокий показатель, если учесть, что районы исследования отстоят друг от друга по долготе на 13° 30′. Причина столь высокого сходства — прежде всего мощное нивелирующее воздействие Гольфстрима. При этом наблюдаются определенные изменения в высотном поведении видов. Эти изменения отчетливее прослеживаются при сравнении с флорой гор Путорана, расположенных в центре евразиатской Субарктики. Общность флор — 28 видов (чуть менее 76 %). Из них 4 (*Huperzia arctica, Hierochloë alpina, Oxyria digyna, Pedicularis hirsuta*) практически не претерпевают изменений в высотном распределении, несмотря на громадное пространство, разделяющее их: это таксоны циркумполярные, большей частью арктоальпийские. У 4 таксонов на плато Путорана по сравнению с северной Норвегией зарегистрировано перемещение вверх по склону, обычно с поднятием нижней границы (*Carex bigelowii* s. l., *Cardamine bellidifolia, Saxifraga oppositifolia* s. l., *Luzula arcuata* s. l. — в горах Путорана *L. tundricola*). Но половина (14 таксонов) в горах Путорана спускается вниз по склонам: понижаются их нижняя граница, уровень максимума высотной приуроченности, а подчас и верхняя граница распространения (*Minuartia biflora, Ranunculus nivalis, Saxifraga nivalis* subsp. *tenuis, Cassiope tetragona* и др.). В этом выражается влияние возрастающей континентальности климата.

Отмечавшаяся ранее флористическая специфика пояса гольцовых пустынь (Куваев, 1961, 1985) в полной мере проявляется и в горах северной Норвегии. Ее основу составляет 1-я группа, свойственная (почти) исключительно этому поясу: 14 видов сосудистых растений, 6 — мхов, 12 — лишайников. Особенно отчетливо это проявляется на графиках высотного распределения видов (рис. 3—5). Эти данные свидетельствуют о неправомерности объединения поясов горных тундр и холодных гольцовых пустынь в один пояс.

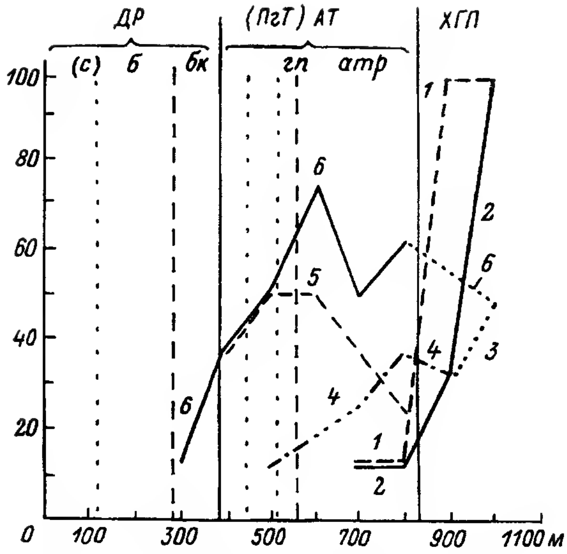


Рис. 3. Высотное распределение сосудистых растений.

Растения пояса гольцовых пустынь: *1 — Salix polaris, 2 — Beckwithia glacialis, 3 — Ranunculus pygmaeus*; растения альпийско-тундрового пояса: *4 — Luzula arcuata, 5 — Loiseleuria procumbens, 6 — Vaccinium vitis-idaea* subsp. *minus*. ДР — пояс древесной растительности, 0—380 м (подпояса: *с* — сосновых лесов (в случае наличия — 0—120 м); *б* — прямоствольных березняков, 0—285 м; *бк* — березовых криволесий, 285—380 м); ПгТ — пояс подгольцовых тальников (в случае наличия — 440—515 м); АТ — альпийско-тундровый пояс, 380(515)—825 м (подпояса: *гп* — горных пустошей, 380—(515)—555 м; *атр* — альпийско-тундровой растительности, 555—825 м); ХГП — пояс холодных гольцовых пустынь, более 825 м. По оси ординат — высотная приуроченность видов, %; по оси абсцисс — высота над ур. м., м.

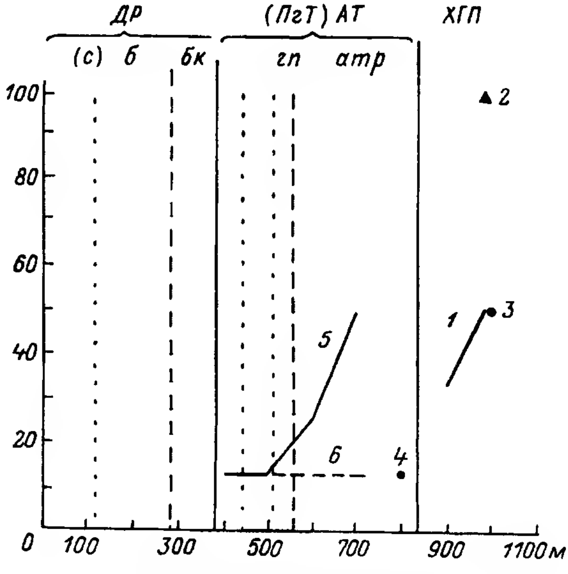


Рис. 4. Высотное распределение мхов.

Мхи пояса гольцовых пустынь: *1 — Dicranum acutifolium, 2 — Kiaeria glacialis, 3 — Racomitrium microcarpum*; мхи альпийско-тундрового пояса: *4 — Aulacomnium turgidum, 5 — Polytrichum piliferum, 6 — Dicranoweisia crispula*. Остальные обозначения те же, что и на рис. 3.

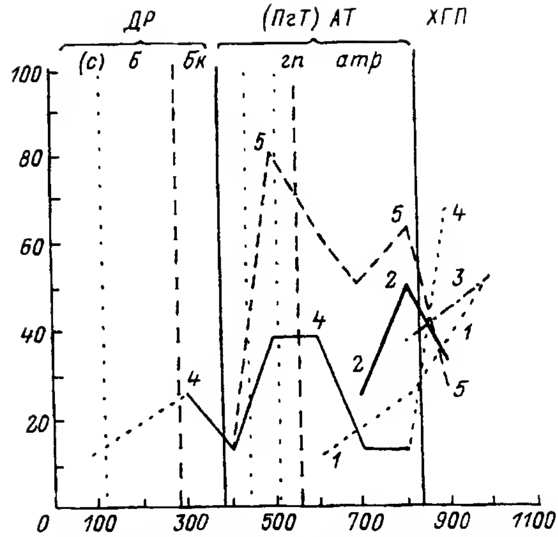


Рис. 5. Высотное распределение лишайников.

Лишайники пояса гольцовых пустынь: *1* — *Sphaerophorus fragilis*, *2* — *Parmelia alpicola*, *3* — *Cetraria islandica* var. *polaris*; лишайники альпийско-тундрового пояса: *4* — *Cladonia rangiformis*, *5* — *Cetraria islandica* var. *islandica*. Остальные обозначения те же, что и на рис. 3.

Растительность холодных гольцовых пустынь северной Норвегии

Характер сообществ северонорвежских гольцовых пустынь определяется в первую очередь породами, выходящими на поверхность, и степенью развития фрагментарных почв (Богатырев, 1959; Михайлов, 1962). Как и в высокогорьях других субарктических и арктических областей, здесь сочетаются 2 типа сообществ: собственно гольцовопустынные на каменистых субстратах (Frigorideserta) и высокогорные пустоши на фрагментарных почвах (Locorum cryophyticae). Они образуют мозаичные комплексы и в описаниях приводятся совместно (табл. 7). Большинство описаний сделано у нижней границы ХГП, поэтому их флористический состав (особенно сосудистых растений) богаче, чем наблюдающийся на основных пространствах этого пояса.

Характеристика местообитаний сообществ, приведенных в табл. 7

Профиль CI, описание (оп.) 11, 24 VII. Frigorideserta (Kiaeria glacialis + Racomitrium lanuginosum + Cladinae + Stereocaulon; 90 %) + Locorum cryophyticae (Festuca ovina subsp. elata + Cassiopae – Parvo-Salices + Musci; 10 %). Скат горы Истинден, северо-северо-восточная экспозиция, уклон 17—20°, высота 1000 м. Обнажения гнейсов — 90 % площади; участки фрагментарных почв с напочвенной растительностью — 10 %. Сухо, увлажнение атмосферными осадками.

Профиль ЮI, оп. 21, 26 VII. Frigorideserta (Racomitrium lanuginosum + Kiaeria glacialis + Cetrariae + Cladinae; 55 %) + Locorum cryophyticae (Festuca ovina subsp. elata + Herba mixta – Parvo-Salices + Musci; 45 %). Скат под вершиной горы Маукунген, юго-юго-западная экспозиция, уклон 30—35°, высота 990 м. Обнажения мергеля с баритом и кристаллизованных известняков — до 50 % площади, фрагменты мелкозема — 45 %. Увлажнение за счет таяния снежников и атмосферными осадками.

Профиль BI, оп. 49, 8 VIII. Frigorideserta crustaceo-lichenosa (> 90 %) + Locorum cryophyticae (Luzula arcuata + Carex bigelowii – Silene acaulis; 1 %). Плоская вершина горы Шторкьёлен, восточно-юго-восточная экспозиция, уклон до 7°, высота 787 м. Обнажения изверженных кислых пород — гранодиорита, кварцитов, а также мрамора — более 90 % площади; фрагменты мелкозема с растительностью > 1 %. Увлажнение только атмосферными осадками.

Профиль ЗI, оп. 57, 11 VIII. Frigorideserta submortua (> 90 %) + Locorum cryophyticae (Juncus trifidus + Luzula arcuata – Salix herbacea; > 1 %). Скат под вершиной горы Рундфьёллет, западно-северо-западная

ТАБЛИЦА 7

Флористический состав сообществ гольцовых пустынь северной Норвегии

Вид	Профили, описания					Встречаемость, %; усредненное обилие
	C1, оп. 11	Ю1, оп. 21	B1, оп. 49	31, оп. 57	31, оп. 58	
Травяно-кустарничковый покров						
Festuca ovina subsp. *elata*	sp-cop$_I$, 5%	cop$_2$, 15—20%				40; cop$_I$
Cassiope tetragona	cop$_I$ gr, 10%					20; cop$_I$
C. hypnoides	cop$_2$, 20%	sp				40; sp-cop$_I$
Oxyria digyna	sp	sp-cop$_1$, 2%				40; sp
Polygonum viviparum	sp, 1%	sp				40; sp
Ranunculus nivalis	sp					20; sp
R. pygmaeus	sol					20; sol
Beckwithia glacialis	sol	sol-sp				40; sol
Carex bigelowii	sp	cop$_I$	cop$_I$	sp-cop$_I$		80; cop$_I$
Phyllodoce caerulea	sp gr, 1%	sp gr				40; sp
Luzula confusa	sol-sp					20; sol-sp
Taraxacum croceum s. l.	sol	sol				40; sol
Cerastium alpinum	sol					20; sol
Hieracium alpinum	sol	sp				40; sol-sp
Poa alpina f. *vivipara*	sol	sp				40; sol-sp
Saxifraga cernua	sol					20; sol
S. nivalis subsp. *tenuis*	sol	sol-un				40; sol
S. oppositifolia	sol					20; sol
Arabis alpina	sol	sol				40; sol
Saussurea alpina	sol	sp				40; sol-sp
Hierochloë aplina	sol					20; sol
Pedicularis hirsuta	sol					20; sol
P. flammea	sol					20; sol
Potentilla hyparctica subsp. *nivicola*	sol-un					20; sol
Antennaria lanata	un					20; sol
A. alpina	sp					20; sp
A. porsildii	sol gr					20; sol
Salix polaris	cop$_I$ gr	sp-cop$_I$				40; cop$_I$
Huperzia arctica	sol			sp		40; sol-sp
Silene acaulis	sp gr	sp	sp gr		sp	80; sp
Sibbaldia procumbens	sol					20; sol
Potentilla crantzii		sol				20; sol
Viola biflora		cop$_I$-sp, 1%				20; cop$_I$-sp
Calamagrostis lapponica		sp				20; sp
Trisetum spicatum		sol				20; sol
Juncus trifidus		sol-sp		cop$_3$-soc	cop$_1$-sp	60; sp-cop$_I$
Luzula spicata		sol				20; sol
L. confusa × *arcuata*		sol			sp	40; sol-sp
Rhodiola rosea ÷ *arctica*		sp				20; sp

ТАБЛИЦА 7 (*продолжение*)

Вид	Профили, описания					Встречаемость, %; усредненное обилие
	СI, оп. 11	ЮI, оп. 21	ВI, оп. 49	ЗI, оп. 57	ЗI, оп. 58	
Empetrum nigrum subsp. *hermaphroditum*		sol gr		sp gr		40; sol-sp
Erigeron uniflorus subsp. *borealis*		sol				20; sol
Thalictrum alpinum		sol				20; sol
Vaccinium vitis-idaea subsp. *minus*		sp				20; sp
Gnaphalium supinum		sol				20; sol
Minuartia biflora		un				20; sol
Salix reticulata		cop$_1$, 5%				20; cop$_1$
Luzula arcuata			sp	cop$_1$-sp	cop$_1$	60; sp-cop$_1$
Cryptogramma crispa			sol gr			20; sol
Salix herbacea				sp	sp gr	40; sp
Loiseleuria procumbens				sol		20; sol
Cardamine bellidifolia				sol		20; sol
Напочвенный покров						
Bryophyta						
Ptilidium ciliare		cop$_1$ gr, 5%		sp-cop$_1$, 3%		40; cop$_1$
Tetralophozia setiformis				sol gr	sol gr	40; sol
Barbilophozia hatcheri		sol gr				20; sol
Lophozia confertifolia			sol gr			20; sol
Gymnomitrion apiculatum					sol gr	20; sol
G. concinnatum			sol gr			20; sol
Dicranum acutifolium	sol gr					20; sol
Kiaeria glacialis	cop$_1$ gr, 10%	sp-cop$_1$ gr				40; cop$_1$
Racomitrium lanuginosum	sp gr, 2%	cop$_{1-2}$, 20%		cop$_3$ gr, 45%	sp gr	80; cop$_1$
Polytrichum alpinum	sol gr	cop$_1$-sol sp gr				60; sol-cop$_1$
Drepanocladus uncinatus	sol gr					20; sol
Hylocomium splendens var. *obtusifolium*	sol gr	sp-cop$_1$ gr				40; sp
Mnium spinosum		sol gr				20; sol
Kiaeria falcata (?)			cop$_1$			20; cop$_1$
Dicranum congestum			sp gr	sol gr		40; sp-sol
D. bergeri				sol gr		20; sol
Polytrichum strictum				sol		20; sol
P. piliferum				sol		20; sol
Distichium capillaceum					sol gr	20; sol

ТАБЛИЦА 7 (*продолжение*)

Вид	Профили, описания					Встречаемость, %; усредненное обилие
	СI, оп. 11	ЮI, оп. 21	ВI, оп. 49	ЗI, оп. 57	ЗI, оп. 58	
Lichenes						
Cladina mitis	sp-cop$_1$, 2%	sp		sp		60; sp
C. rangiferina	sp	sol				40; sp
Stereocaulon alpinum	sol gr					20; sol
S. pashale	sp	sol gr		sol	sol gr	80; sol
Solorina crocea	sp	sp-sol	sol			60; sp-sp
Nephroma expallidum	sol					20; sol
Ochrolechia gonatodes	sp		sp			40; sp
O. lapuensis		sol gr				20; sol
Cetraria ericetorum		sol	sol	sp		60; sol
C. islandica s. str.					sol gr	20; sol
Sphaerophorus fragilis		sol gr				20; sol
Alectoria ochroleuca		sol gr				20; sol
Cladonia amaurocraea		sp				20; sp
C. carneola		sp	sol	sol-sp		60; sp-sol
C. ecmocyna		sol gr				20; sol
C. gracilis		sol gr	sol			40; sol
C. uncialis		sol		sp		40; sol-sp
Ochrolechia frigida		sol		sol	sol	60; sol
Cladonia bellidiflora			cop$_1$	sol		40; sol-cop$_1$
C. coccifera			sp	sol		40; sp-sol
C. deformis				sol		20; sol
C. pyxidata	sol			sol		40; sol
C. furcata			sol		sol	40; sol
C. cornuta					sol gr	20; sol
Sphaerophorus globosus				sol gr	sp-sol	40; sol
Thamnolia vermicularis		sol			sol	40; sol
Ochrolechia tartarea				sol	sol	40; sol
Pertusaria dactylina					sol gr	20; sol
Coelocaulon aculeatum					sol	20; sol
Stereocaulon glareosum			sol gr			20; sol
Cladonia rangiformis			sol			20; sol
C. pleurota			sol			20; sol
C. crispata				sol		20; sol
C. cariosa					sol	20; sol
C. metacorallifera					sol	20; sol
Cetraria cucullata	sol	sol-sp				40; sol
C. islandica var. *polaris*		sp	sol		sol gr	60; sol
C. nivalis	sp	sp		sp	sol gr	80; sp
Lecidea berengeriana		sol				20; sol
Mycobilimbia hypnorum		sol				20; sol
Varicellaria rhodocarpa				sol		20; sol

Вид	Профили, описания					Встречаемость, %; усредненное обилие
	СI, оп. 11	ЮI, оп. 21	ВI, оп. 49	ЗI, оп. 57	ЗI, оп. 58	
Ochrolechia androgyna				sol		20; sol
Stereocaulon vesuvianum				sol-sp		20; sol-sp
S. vesuvianum var. *nodulosum*				sol	sol	40; sol
Эпилиты						
Bryophyta						
Andreaea rupestris s. l.	sp		sp		sol gr	60; sp-sol
Racomitrium microcarpum		sp gr				20; sp
Lichenes						
Rhizocarpon geographicum	sol		cop$_2$	sp	cop$_1$	80; sp-cop$_1$
R. riparium			sp			20; sp
Umbilicaria cylindrica	sp		sp-sol			40; sp
U. hyperborea	sp				sol	40; sp-sol
U. arctica			sol		sol	40; sol
U. torrefacta			sol	sp	sol	60; sol
U. proboscidea				sol	sol	40; sol
Parmelia alpicola			sol	sp	sp	60; sp
Pseudephebe pubescens				sp	sp	40; sp
Parmelia saxatilis					sol	20; sol
Cetraria hepatizon					sol	20; sol

экспозиция, высота — около 700 м. Обнажения полевого шпата, кварцита и др. — более 90 % площади, фрагменты мелкозема с растительностью ≈ 1 %. Сухо; увлажнение атмосферными осадками, частично за счет подпора вод с вершины.

Профиль ЗI, оп. 58, 11 VIII. Frigorideserta foliaceo et crustaceo-lichenosa (> 90 %) + Locorum cryophyticae (Luzulae + Juncus trifidus – Salix herbacea + Silene acaulis; ~ 1 %). Плоская вершина горы Рундфьёллет, западно-северо-западная экспозиция, уклон до 3°, высота 750 м. Обнажения кварцита и др. — более 90 % площади, фрагменты мелкозема с растительностью ≈ 1 %. Сухо; увлажнение только атмосферными осадками.

В среднем по 5 описаниям площадь обнаженных или частично занятых эпилитными споровыми камней — 82 %, но обычно она выше 90 %.

Изложенный фактический материал позволяет следующим образом классифицировать сообщества, выявленные в поясе гольцовых пустынь северной Норвегии.

I. Гольцовые пустыни Frigorideserta alpina Kuvaev, 1985 : 31. В зависимости от геологических пород и других факторов намечаются:

1) Frigorideserta alpina mortua Kuvaev, 1985 : 31. На кварцитах и других породах, слабо заселяемых эпилитными споровыми. Покрытие накипных лишайников очень мало, листоватые и кустистые лишайники почти отсутствуют (*Umbilicaria torrefacta, Parmelia alpicola* и др., оп. 57, гора Рундфьёллет; только на мраморах у вершины горы Флоя найден вид *Crocynia neglecta*). Обнаженные камни занимают до 100 % площади.

2) Frigorideserta crustaceo-lichenosa Kuvaev, 1985 : 32. Обнаженные камни занимают до 90 % площади. Это преимущественно кислые породы, которые энергичнее заселяются лишайниками. Широкое развитие получают накипные лишайники — *Rhizocarpon geographicum, R. riparium* (оп. 49, гора Шторкьёлен).

3) Frigorideserta foliaceo-lichenosa Kuvaev, 1985 : 32. Небольшие участки листоватолишайниковых пустынь отмечены на вершине горы Рундфьёллет (оп. 58). Камни без напочвенных растений занимают до 90 %; велико разнообразие и покрытие видов *Umbilicaria* (*U. probiscidea, U. hyperborea* и др.), *Parmelia* (*P. alpicola, P. saxatilis* и др.).

II. Гольцово-пустынная пустошная растительность (Locorum cryophyticae) Kuvaev, 1985 : 39. Размещается ковриками (площадь которых составляет несколько квадратных метров, реже десятки квадратных метров) на участках фрагментарных почв. На севере чаще преобладают *Juncus trifidus* и виды *Luzula*, придающие сообществам рыже-бурую окраску, на юге — *Festuca ovina* subsp. *elata*. Часть высших растений обитает преимущественно в лишайниково-моховом покрове, составляя с ним одно целое (бриофилия, по: Мазуренко, Хохряков, 1989), или основная их масса погружена в почву (Parvo-Salices — геофилия, по: Хохряков, Мазуренко, 1985). Отмечены 2 основные формации.

1) Ивково-(разнотравно)-ситниковые пустоши Juncus trifidus (Luzulae) - Herba mixta - Salix herbacea + (Bryophytes vel Lichenes) Kuvaev, 1985 : 39, 5а. Север, гора Шторкьёлен, оп. 49; Рундфьёллет, оп. 57, 58. Здесь обычным видом может быть *Carex bigelowii; Juncus trifidus* иногда полностью замещается обычными здесь ожиками *Luzula arcuata, L. confusa ×arcuata*. Характерна малая видовая насыщенность: 4—5 видов на 100 м² (оп. 49, 58).

2) Моховые (ивково)-овсяничные пустоши Festuca ovina subsp. elata - Salix polaris + Bryophytes + Lichenes, Kuvaev, 1985 : 41, 6б. Юг, горы Истинден, оп. 11, Маукунген, оп. 21. Видовая насыщенность сосудистых растений высокая — до 30 видов на 100 м², но участие ситниковых невелико; может быть высоко значение *Carex bigelowii* (cop$_1$, 5 %, оп. 21). В напочвенном покрове преобладают мохообразные, реже лишайники.

Наиболее верные для исследованных пустынь виды из сосудистых растений — *Carex bigelowii, Silene acaulis* (встречаемость 80 %), *Juncus trifidus, Luzula arcuata* 60 %); из мохообразных — *Racomitrium lanuginosum* (80 %), *Polytrichum alpinum, Andreaea rupestris* s. l. (60 %); из лишайников — *Stereocaulon paschale* (100 %), *Cetraria nivalis* (80 %), *C. islandica* var. *polaris, Solorina crocea, Cladina mitis* (60 %).

Нижележащим поясам эти растительные сообщества совершенно не свойственны. Сравнительно с описанными ранее для более восточных субарктических гор (Куваев, 1985) принципиально новых сообществ нами не выявлено.

Заключение

Высокогорья северной Норвегии обладают значительным сходством, прежде всего флористическим, с высокогорьями Кольского п-ова (Хибины), несмотря на различия в структуре поясности. Определяющим здесь оказывается влияние Гольфстрима. Это сходство распространяется и на гольцовые пустыни на севере Норвегии и на Кольском п-ове, сходные по основным показателям. В сосудистой флоре северной Норвегии таксоны, отсутствующие в высших поясах гор Кольского п-ова, единичны. Флора гольцовых пустынь здесь и там слагается 3 основными группами видов: 1 — свойственные только пустыням; 2 — имеющие максимум высотной приуроченности в поясе пустынь, но заходящие в нижележащие пояса; 3 — заходящие в пустыни из нижележащих поясов. Всего в гольцовых пустынях отмечено 137 видов.

Растительность пояса гольцовых пустынь также очень близка к наблюдающейся на Кольском п-ове. Намечаются 3 формации собственно пустынь и 2 — гольцово-пустынных пустошей. Их аналоги в нижележащих поясах не выявлены.

Таким образом, на материалах северной Норвегии подтверждается положение о флористической и геоботанической специфике пояса гольцовых пустынь и о невозможности его объединения с тундровым поясом ни в ранге подпояса, ни в каком-либо ином. Гольцовые пустыни северной Норвегии — звено в едином циркумполярном гольцово-пустынном ландшафте. Но сопоставление высотного распределения видов в ХГП северной Норвегии с таковыми в центре евразиатской Субарктики — горах Путорана — свидетельствует о больших особенностях этих звеньев. С перемещением от океанического побережья в континентальную Субарктику отмечается понижение высотных границ и высотного ранга по крайней мере у половины видов трахеофитов. Но здесь надо учитывать массивность горных сооружений и другие факторы.

Приносим благодарность проф. Университета Тромсё A. Elveback и докторанту A. Kirchhefer за помощь в работе в Норвегии, О. М. Афониной за обработку мхов (*Musci*), Н. А. Константиновой — печеночников (*Hepaticae*), А. В. Домбровской — сборов *Stereocaulon*, О. В. Колесниковой за определение геологических образцов, М. Л. Шелгуновой за участие в оформлении статьи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Александрова В. Д. О содержании понятия «полярная пустыня» как тип растительности // Природа. 1950. № 9. С. 34—36.

Александрова В. Д. Вопросы разграничения пустынь и тундр как типов растительности // Тез. докл. Делегатского съезда ВБО. Л., 1957. Вып. 4. С. 3—8.

Александрова В. Д. Растительность полярных пустынь СССР. Л., 1983. 142 с.

Андреев В. Н. Арктические и высокогорные пустыни. Тундры // Карта растительности европейской части СССР 1 : 2 500 000. Пояснит. текст. М.; Л., 1950. С. 35—40.

Атлас Арктики. М., 1985. 204 с.

Богатырев К. П. Фрагментарные (грубоскелетные) почвы и их место в общей классификации почв // Почвоведение. 1959. № 2. С. 19—28.

Городков Б. Н. Полярные пустыни острова Врангеля // Бот. журн. 1943. Т. 28. № 4. С. 127—143.

Городков Б. Н. Происхождение арктических пустынь и тундр // Геоботаника. М.; Л., 1952. С. 355—403.

Городков Б. Н. Арктические пустыни // Растительный покров СССР. М.; Л., 1956. Т. 1. С. 79—82.

Горчаковский П. Л., Куваев В. Б. Экологические аспекты вертикальной дифференциации растительного покрова в бореальных высокогорьях // Экология. 1985. № 3. С. 12—20.

Ерамов Р. А. Норвегия. М., 1950. 310 с.

Ерамов Р. А. Природа // Норвегия. БСЭ. 1974. Т. 18. С. 104—118.

Короткевич Е. С. Полярные пустыни Арктики и Антарктики: Автореф. дис. ... д-ра геогр. наук. М., 1970. 53 с.

Короткевич Е. С. Полярные пустыни. Л., 1972. 420 с.

Куваев В. Б. К выделению пояса холодных каменных пустынь в горах севера Евразии // Бот. журн. 1961. Т. 46. № 3. С. 337—347.

Куваев В. Б. Высотное распределение растений в горах Путорана. Л., 1980. 252 с.

Куваев В. Б. Холодные гольцовые пустыни в приполярных горах Северного полушария. М., 1985. 78 с.

Мазуренко М. Т., Хохряков А. П. Бриофилы — своеобразная экологическая группа растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1989. Т. 94. № 4. С. 64—73.

Михайлов И. С. Почвы полярных пустынь и роль Б. Н. Городкова в их изучении // Изв. ВГО. 1962. Т. 94. Вып. 6. С. 520—523.

Мишкин Б. А. Флора Хибинских гор, ее анализ и история. М.; Л., 1953. 113 с.

Определитель лишайников СССР. Л., 1971—1978. Вып. 1—5.

Похлебкин В. В. Норвегия. М., 1971. 28 с. + карта.

Серебряков И. Г., Куваев В. Б. Материалы о высотном распространении растений в условиях Хибинских гор // Уч. зап. МГПИ им. Н. К. Крупской. 1951 (1952). Т. 19. Вып. 1. С. 49—74.

Флора Путорана. Новосибирск, 1976. 244 с.

Хохряков А. П., Мазуренко М. Т. Геофилия как один из основных путей экологической эволюции биоморф растений в Арктике и субарктических высокогорьях // Бот. журн. 1985. Т. 70. № 7. С. 876—884.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1995. 990 с.

Ahmadjian V., Hale M. E. The lichens. New York, 1973. Vol. 205. N 23. 697 p.

Andersson L., Rafstedt T., Sydow U. Vegetation kartor över de svenska fjällen // Sven. bot. tidskr. 1981. Vol. 75. N 3. P. 147—155.

Du Rietz G. E. Studien über die Vegetation der Alpen mit derjenigen Skandinaviens verglichen // Veröff. Geobot. Inst. Rübel. 1924. Hf 1. S. 31—138.

Du Rietz G. E. Die regionale Gliederung der Scandinavischen Vegetation // Sven. Växtsociologiska Sällskapets. Handlingar. 1925. N 8. 60 S.

Engelskjøn T. High- and mid-alpine vegetation in North Scandinavia // Tromura. Tromsø Mus. rapport-serie. Tromsø, 1994. N 74. 65 p.

Fries T. C. E. Botanische Untersuchungen im nördlichsten Schweden. Uppsala; Stockholm, 1913. 361 S.

Fries T. C. E. Über die regionale Gliederung der alpinen Vegetation der fennoskandischen Hochgebirgen // Flora och Fauna. 1917. N 4. S. 1—46.

Gjärevoll O. The plant communities of the Scandinavian alpine snowbeds. Trondheim, 1956. 405 p.

Gjärevoll O. Chionophilous plant communities // Plant cover of Sweden. Uppsala, 1965a. P. 262—267.

Gjärevoll O. The high-alpine region // Там же. 1965b. P. 267—268.

Ignatov M. S., Afonina O. M. Checklist of, mosses of the former USSR // Arctoa. 1992. Vol. 1 (1-2). H. 1—85.

Konstantinova N. A., Potemkin A. D., Schljakov R. N. Checklist of the *Hepaticae* and *Anthocerotae* of the former USSR // Arctoa. Moscow, 1992. Vol. 1 (1-2). P. 87—127.

Lid J., Lid D. T. Norsk flora. 6. utgåve ved R. Elven. Oslo, 1994. 1014 p.

Nobel W. J., Ahti T., Otto G. F., Brodo I. M. A second checklist and bibliography of the lichens and allied fungi of British Columbia // Syllogeus. 1987. N 61. 95 p.

Rafstedt T. Vegetationskartor över de svenska fjällen // Sveriges natur. (Stockholm). 1977. Vol. 68. N 6. P. 372—374.

Rune O. The mountain regions of Lappland // Plant cover of Sweden. Uppsala, 1965. P. 64—77.

Институт проблем экологии и эволюции
им. А. Н. Северцова РАН
Москва
Московский государственный университет
им. М. В. Ломоносова
Музей и Университет Тромсё
Норвегия

Получено 4 X 1996

SUMMARY

By laying of altitudinal profils in Mts. of Tromsö district in 1995 for the flora of alpine deserts (AD), 57 species of vascular plants, 18 mosses, 6 hepatics, 56 lichens were revealed, among which 14, 6, 0 (?), 12 (totally 32) species accordingly are confined exclusively to AD-belt. The formation of AD proper (Frigorideserta crustaceo-lichenosa etc.) and two formations of high-mountain heaths (with the dominance of *Juncaceae* species and with *Festuca ovina* s. l.) were described. The flora and vegetation of AD are specific; AD-belt is quite independent on the tundra belt. AD-belt in Norway is a link of united circumpolar AD-landscape in subarctic Mts. A comparison of the species of Norwegian AD and Putorana AD shows that the altitudinal index of most species in the centre of continental eurasiatic Subarctic falls down.

СООБЩЕНИЯ

УДК 581.526.35-34

© T. K. Yurkovskaya

THE REGIONAL AND LOCAL FEATURES OF THE MOSS FLORA IN NORTHERN TAIGA MIRES OF EUROPEAN RUSSIA

Т. К. ЮРКОВСКАЯ. РЕГИОНАЛЬНЫЕ И ЛОКАЛЬНЫЕ ОСОБЕННОСТИ ФЛОРЫ ЛИСТОСТЕБЕЛЬНЫХ МХОВ СЕВЕРОТАЕЖНЫХ БОЛОТ ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ

The comparison of mire bryoflora of four standard sites in the northern taiga of the European part of Russia has revealed two types of bryofloras. One of these types is poor in species, the second one is enriched with a number of mesotrophic *Sphagnum* species and is relatively rich in *Bryidae* species. Specificity of a local mire bryoflora is determined by species of eutrophic habitats. The regional specificity of bryoflora manifests itself in difference of the phytocoenotical and ecological status of species.

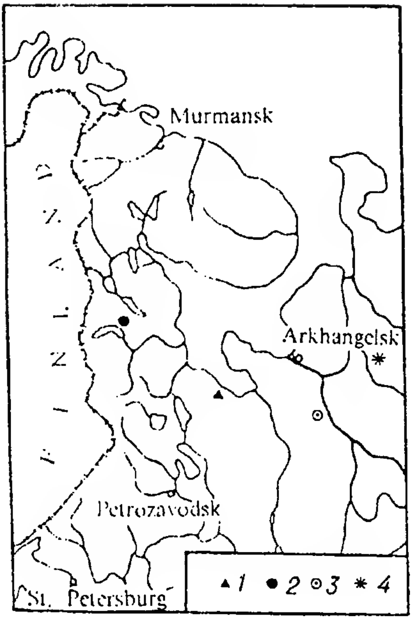
The flora of mosses of four sites has been analysed to reveal the significance of the latitudinal, regional and ecotopic factors in formation of bryoflora of mires. The compared sites are typical of four phytogeographical (geobotanical) circuits in the northern taiga subzone and they may be considered as the models for given circuits.

The site *1* is situated closely to the shore of White Sea in the lower reaches of the Nyukhcha River (64° N, 36° 10′ E) near the boundary between Karelia and the Arkhangelsk District (see figure). According to the geobotanical subdivision of Nechernozemye (Геоботаническое..., 1989) it is referred to the White Sea circuit. The site *2* is situated in the centre of Karelia in Kalevala near the north-eastern shore of Kuyto Lake (65° 20′ N, 31° 40′ E). It belongs to the Kuyto-Vygozero circuit and (like the first site) forms a part of the Kola-Karelian taiga subprovince. The site *3* was chosen on the left bank of the Northern Dvina River in the basin of its tributary, the Tegra River, near the Emetsk village in the Arkhangelsk District (63° 30′ N, 41° 40′ E). It belongs to the Onega-Mekhrenga geobotanical circuit. The site *4* lies on right bank of the Pinega River (the right tributary of the Northern Dvina River) near Valtevo village in the Arkhangelsk District (64° 30′ N, 44° 20′ E). It belongs to the Pinega-Dvina circuit, which is (as the above circuit) a part of the Northern Dvina-Upper Dnieper taiga subprovince.

According to the floristic subdivision (Флора СССР, 1934; Флора споровых..., 1952) the sites *1*, *2* are situated in the Karelia-Lappland floristic region, and the sites *3*, *4* — in the Dvina-Pechora region. For some years in the every standard site detailed studies of flora and vegetation have been carried out (Елина, Юрковская, 1964, 1965, 1980; Юрковская, 1968; Волкова, Юрковская, 1987, 1988а, б).

Mires are characteristic of the White Sea circuit. The occupy 70 to 80 % of its territory. Ridge-pool liverwort-lichen-sphagnum raised bogs of the South White Sea type predominate among mires. Ridge-hollow sphagnum raised bogs occur much more seldom as do eutrophic-mesotrophic grass-sphagnum fens. Extremely poor in nutritions distrophic habitats with pH 2.6—2.7 prevail.

In the Kuyto-Vygozero circuit mires occupy 30—35 % of territory. Pine forests predominate. The aapa mires of Karelian type prevail over other types (raised bogs of the North Karelian type, water-saturated mesotrophic mires and spring mires). Even within the limits of one aapa mire massive of the Karelian type (the most characteristic of the



Geographical position of studied floras.
Sites: *1* — White Sea coast, *2* — Kalevala, *3* — Emetsk, *4* — Pinega.

circuit and of the site 2) the environments are extremely variable: they include dry tops of hummocks and permanently abundantly water-saturated flark (rimpi); oligotrophic fuscum strings with pH 2.5 in the upper turf layer, mesotrophic strings covered by *Sphagnum papillosum*[1] and *S. warnstorfii* with pH 4.45 and eutrophic flarks and the secondary pools with pH 5.25—6.00. Polydominant moss cover is characteristic of considerable part of mire phytocoenoses. This is especially true of the phytocoenoses in the central parts of the aapa mires and in the spring mires. One moss species usually dominates moss cover of plant communities along the edges of aapa mires, in the mesooligotrophic mires of hollows among sand hills and in bogs.

In the Onega-Mekhrenga circuit the middle-taiga spruce forests predominate and mires cover 30 % of the territory. Vegetation of the circuit is transitional one between the northern taiga and the middle taiga. Studied site *3* characterizes the northern part of the circuit which is occupied by the northern taiga pine forests on fluvio-glacial sands. There prevail raised bogs with ridges and hollows of the Pechora-Onega type poor in species and with low diversity of plant communities. Plant communities of 1—2 associations, dominated by *Sphagnum fuscum* on the ridges, alternate with communities of 3—4 associations in hollows. Such monotonous vegetation is inherent also to herb-sphagnum flat mesotrophic mires. In different habitats pH fluctuates from 2.8 to 4.7.

In the Pinega-Dvina circuit, mires average at 30 % of the area, locally up to 60 %. Spruce forests prevail, those with sphagnum cover being common. Raised bogs with ridges, hollows and pools of the Pechora-Onega type predominate. The Onega-Pechora aapa and complex mire systems, formed by raised bogs, aapa mires and mesotrophic mires, are peculiar of this circuit. Small spring mires and swamps occur. As to variety of mire environments this circuit is similar to the Kuyto-Vygozero one but eutrophic habitats decrease, whereas mesotrophic and eutrophic-mesotrophic habitats are widespread. Oligotrophic habitats with pH 2.6—3.1 predominate.

The four bryofloras have 20 species in common (32 % of the total 62 species; see table). According to species number the sites are arranged in the following order: *3* (24 species), *1* (27), *4* (45), *2* (47). The comparative analysis of the bryofloras has shown the close relationship between sites *1* and *3*, and sites *4* and *2*, belonging to different floristic circuits and geobotanical subprovinces.

Especially similar are the mire bryofloras of the White Sea coast (27 species) and of Emetsk village (24) both extremely poor in species. In these floras, *Bryidae* are lacking, except the extreme oligotrophic species, and among the sphagnum mosses mesotrophic and mesoeutrophic species are very rare (*Sphagnum fallax, S. squarrosum, S. obtusum, S. jensenii, S. riparium, S. subsecundum* in site *1*; the last three are absent in site *3*).

---

[1] Latin names of mosses (except *Drepanocladus* species) are given according to M. Ignatov, O. Afonina 1992); *Drepanocladus* s. l. after Z. Smirnova (Абрамова и др., 1961). We also keep the name *Calliergon trifarium* for *Pseudocalliergon trifarium* and *Campilium protensum* for *Campilium stellatum* var. *protensum*.

List of moss species in mires of investigated areas in northern taiga of the European Russia

Species	Sites			
	1	*2*	*3*	*4*
Sphagnum angustifolium	+*	+*	+*	+*
S. aongstroemii	+	+	–	+
S. balticum	+*	+*	+*	+*
S. capillifolium	+*	+*	+	+*
S. centrale	–	+	–	–
S. compactum	+	+	+	+
S. contortum	–	+	–	–
S. cuspidatum	+	+	+	–
S. fallax	$+^0$	+	+*	+
S. flexuosum	+	+	+	+
S. fuscum	+*	+*	+*	+*
S. jensenii	$+^0$	+	–	+*
S. lIndbergii	+*	+	+	+*
S. magellanicum	+	+	+	$+^c$
S. majus	+*	+*	+*	+*
S. obtusum	$+^0$	+	+	+
S. papillosum	+	+*	+	+*
S. platyphyllum	–	+	–	–
S. rlparium	$+^0$	–	–	–
S. rubellum	–	–	$+^0$	–
S. russowii	+	+	+	+
S. squarrosum	+	–	+	–
S. subfulvum	–	+*	–	+
S. subsecundum	$+^0$	+	–	+
S. tenellum	+	+	$+^0$	–
S. teres	+	+	–	–
S. warnstorfii	–	+*	–	$+^{0c}$
Aulacomnium palustre	+*	+*	+	+
Bryum pseudotriquetrum	–	–	–	+
B.weigelii	–	–	–	+
Calliergon giganteum	–	+	–	+
C. richardsonii	–	–	–	+
C. stramineum	–	+	–	+*
Calliergon trifarium	–	–	–	+
Campylium protensum	–	+	–	–
C. stellatum	–	+	–	–
Cinclidium stygium	–	–	–	+
Cirriphyllum cirrosum	–	+	–	–
Dicranum bergeri	+*	+*	+	+*
D. bonjeani	–	–	–	$+^0$
D. elongatum	–	$+^0$	–	–
Drepanocladus aduncus	–	–	–	+
D. badius	–	+	–	+
D. exannulatus	–	–	–	+
D. fluitans	+*	+*	+	+*
D. lapponicus	–	+	–	–
D. revolvens	–	+	–	–
D. uncinatus	–	+	–	–
D. vernicosus	–	+	–	+
Helodium blandowii	–	–	–	+
Leptobryum pyriforme	–	–	–	+
Meesia triquetra	–	–	–	+
Paludella squarrosa	–	+	–	+
Plagiomnium ellipticum	–	+	–	+
Pleurozium schreberi	+*	+*	+	+*
Pohlia nutans	+*	+*	+	+*
Polytrichum commune	+	+	+	+
P. strictum	+*	+*	+	+
Rhizomnium pseudopunctatum	+	–	–	+
R. punctatum	–	+	–	–
Scorpidium scorpioides	–	+*	–	$+^{0c}$
Tomentypnum nitens	–	+	–	+
Total species number	27	47	24	45
Sphagnum species in total species number	19	24	18	17

Note. Studied sites: *1* — White Sea coast, Karelia; *2* — Kalevala, Karelia; *3* — Emetsk, Arkhangelsk District; *4* — Pinega, Arkhangelsk District. «*» — widely distributed species, «^{c}» — species with changing coenotic position, «^{0}» — rare species; «+» — presence of species in the mires of given site, «–» — absence of species.

The Sørensen—Chekanovsky similarity index makes up 90 % between the sites *1* and *3*, and 72 % between *2* and *4*, whereas similarity between the sites *3* and *2* equals 62 %, *3* and *4* — 55 %, *1* and *2* — 65 %, *1* and *4* — 55 %.

Close floristic similarity between the sites *2* and *4* is accounted for resemblance of mires, although their geographical types are different (the Middle Karelia and the Pechora-Onega raised bogs, the Karelia and the Onega-Pechora aapa, the herb-sphagnum mesooligotrophic and mesotrophic transitional mires, the herb-moss spring mires). The both bryofloras have almost the same species number (47 and 45). Differences in the composition of bryofloras are more noticeable. In the Pinega mires (site *4*) species diversity of *Sphagnum* decreases: the most eutrophic ones (*Sphagnum contortum*, *S. platyphyllum*, *S. teres*) dissappear as do species of the western geographic distribution *S. cuspidatum*, *S. tenellum*). Species diversity of *Bryidae* increases, that could be attributed to the more carefull collecting with participation of bryologist L. A. Volkova. Species composition of *Bryidae* differs considerably as well. The coenotic position and habitats of some species change too. A. Аболинь (1968) noticed that *Sphagnum papillosum*, being widely distributed in the mesotrophic habitats in the North-West of the European part of Russia, becomes exclusively oligotrophic species in Latvia. Our materials give the opportunity to talk about such changes for a number of species.

So, *Sphagnum warnstorfii* is a widespread dominant on strings of aapa mires and on spring mires in Kalevala (site *2*) while this species is extremely rare in Pinega (site *4*), occurring only in spring mires and lacking in aapa. *Scorpidium scorpioides* is a common dominant in hollows of aapa mires in Kalevala and it was found in only one spring mire in Pinega. *Sphagnum magellanicum*, being connected mainly with raised bogs in Kalevala, is a widespread edificator on strings of aapa mires in Pinega.

Summing up, we have come to the following conclusions.

Comparison of mire bryofloras of four sites in northern taiga of European part of Russia has revealed 2 types of bryofloras: one of them is notable for a low species diversity (less than 30 species) and connected with raised bogs and mesotrophic sphagnum mires, whereas the second type is enriched by a number of mesoeutrophic sphagnum mosses and by various *Bryidae* (total species number is above 45).

So, the richness of mire bryoflora in the limits of one latitudinale subzone is accounted for the ecotopic variety of mire environments and does not depend on paludification degree of territory.

Latitudinal characteristics of mire bryofloras consists in the identity of main *Sphagnum* species, dominating in corresponding habitats in all circuits. In the northern taiga these are *Sphagnum balticum*, *S. capillifolium*, *S. fuscum*, *S. lindbergii*.

Species composition in oligotrophic and mesooligotrophic habitats is the most conservative, including first of all sphagnum mosses: *Sphagnum angustifolium*, *S. balticum*, *S. capillifolium*, *S. compactum*, *S. fallax*, *S. flexuosum*, *S. fuscum*, *S. lindbergii*, *S. magellanicum*, *S. majus*, *S. papillosum* and then some species of *Bryidae*: *Dicranum bergeri*, *Drepanocladus fluitans*, *Pleurozium schreberi*, *Polytrichum strictum*.

Species of eutrophic habitats are true to their habitats more than to the regional position and therefore presence or absence of these species first of all calls forth the specificity of local mire bryoflora.

Presence or absence of a few differential species of western (slightly suboceanic) orientation emphasizes the regional peculiarities of the mire bryoflora. Among these species are *Sphagnum cuspidatum*, *S. tenellum*, which are met with on the west of northern taiga (up to left bank of the Northern Dvina River) and are absent on the east of the northern taiga subzone in the European part of Russia. Regional specificity of mire bryoflora manifests itself also in change of phytocoenotic and ecological positions of species.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект 96-04-50780).

LITERATURE CITED

Аболинь А. А. Листостебельные мхи Латвийской ССР. Рига, 1968. 329 с.

Абрамова А. Л., Савич-Любицкая Л. И., Смирнова З. Н. Определитель листостебельных мхов Арктики СССР. М.; Л., 1961. 716 с.

Волкова Л. А., Юрковская Т. К. *Sphagnum subfulvum* (*Sphagnaceae*) на аапа болотах онежско-печорского типа // Бот. журн. 1987. Т. 72. № 3. С. 316—318.

Волкова Л. А., Юрковская Т. К. Бриофлора болот бассейна Пинеги // Актуальные вопросы ботаники в СССР. Алма-Ата, 1988а. С. 102—103.

Волкова Л. А., Юрковская Т. К. К бриофлоре бассейна реки Пинеги Архангельской области // Новости систематики низших растений. Л., 1988б. Т. 25. С. 175—180.

Геоботаническое районирование Нечерноземья РСФСР. Л., 1989. 64 с.

Елина Г. А., Юрковская Т. К. К флоре мхов и лишайников прибеломорских болот в бассейне рек Нюхчи и Сумы // Науч. конф. Ин-та биологии Петрозаводск. гос. ун-та. Петрозаводск, 1964. С. 51—52.

Елина Г. А., Юрковская Т. К. О прибеломорских болотах Карелии // Бот. журн. 1965. Т. 50. № 4. С. 486—497.

Елина Г. А., Юрковская Т. К. Верховые болота на левобережье Северной Двины // Бот. журн. 1980. Т. 65. № 7. С. 958—970.

Флора споровых растений СССР. М.; Л., 1952. Т. 1. 254 с.

Флора СССР. Л., 1934. Т. 1. 302 с.

Юрковская Т. К. К флоре мхов болот Калевальского района // Конф. молодых биологов Карелии. Петрозаводск, 1968. С. 88—89.

Ignatov M. S., Afonina O. M. Check-list of mosses of the former USSR // Arctoa. 1992. Vol. 1(1-2). P. 1—85.

Komarov Botanical Institute Rus Ac Sci
St. Petersburg

Received 18 XII 1996

РЕЗЮМЕ

Сравнение бриофлор болот четырех эталонных участков в северной тайге Европейской России выявило 2 типа бриофлор, один из которых связан с верховыми и переходными болотами и отличается крайней бедностью (менее 30 видов), а второй обогащен рядом мезоевтрофных видов сфагновых мхов и отличается относительным разнообразием бриевых (общее количество видов — более 45). Богатство бриофлоры не зависит от степени заболоченности территории, а связано с экотопическим разнообразием болотных местообитаний. Географически разобщенные болотные бриофлоры, относящиеся к разным флористическим районам и геоботаническим подпровинциям, могут быть ближе между собой по составу и количеству видов, чем территориально соседствующие. И наоборот, бриофлоры болот, расположенных в одном флористическом районе и одной геоботанической подпровинции, могут существенно различаться по видовой насыщенности, видовому составу и роли видов в растительных сообществах. Специфику локальной бриофлоры болот определяют виды евтрофных местообитаний. Региональная специфика бриофлоры выражается в изменении фитоценотической роли видов и их экологической приуроченности.

УДК 581.14 : 581.48 : 582.949.1

Бот. журн., 1998 г., т. 83, № 6

© Ю. А. Банаева

НЕКОТОРЫЕ БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ СЕМЯН *SCUTELLARIA BAICALENSIS* (*LAMIACEAE*) ИЗ РАЗНЫХ МЕСТ ПРОИЗРАСТАНИЯ

Yu. A. BANAEVA. SOME BIOLOGICAL FEATURES OF SEEDS IN *SCUTELLARIA BAICALENSIS* (*LAMIACEAE*) FROM VARIOUS SITES

Приведены данные по семенной продуктивности и особенностям прорастания семян *Scutellaria baicalensis* в 9 ценопопуляциях в Читинской, Амурской областях и Приморском крае и при интродукции в Новосибирскую обл. Растения из читинской группы ценопопуляций имеют более высокие показатели элементов семенной продуктивности по сравнению с амурскими и приморскими как в природе, так и в культуре. Семена не имеют периода покоя, дружно прорастают сразу после сбора. Оптимальная температура прорастания семян — 18—20 °С. Для дальнейшей интродукционной работы перспективны читинские ценопопуляции.

Шлемник байкальский *Scutellaria baikalensis* Georgi — лекарственное фармакопейное растение, основными действующими веществами которого являются флавоноиды, в том числе байкалин (Лекарственные..., 1979; Гольдберг и др., 1992, 1994).

Плод шлемника байкальского — 4-эремный ценобий (Левина, 1987); для удобства изложения материала эремы в настоящей работе называем семенами. Сбор сырья в природе приводит к уничтожению популяций этого ценного растения, поэтому необходимы работы по введению его в культуру. Большой интерес при интродукции представляют данные о потенциальных возможностях семенной продуктивности и биологии прорастания семян. Они являются важным показателем состояния того или иного вида в фитоценозе и перспектив выращивания при интродукции.

В задачи настоящего исследования входило определение некоторых элементов семенной продуктивности и особенностей прорастания семян *S. baicalensis* природных и интродуцированных популяций.

Настоящая статья является продолжением работы по изучению изменчивости признаков у *S. baicalensis* в зависимости от эколого-географических условий.

Материал и методика

Нами было исследовано 9 ценопопуляций *S. baicalensis* в 3 фрагментах его ареала.

Читинская обл.: злаково-нителистниковая степь (окр. с Верх. Ключи Нерчинского р-на), вздутоплодниково-разнотравная степь (окр. с. Бишигино Нерчинского р-на), нителистниково-разнотравная степь (окр. с. Борзя Борзинского р-на), разнотравно-вздутоплодниковая степь (окр. с. Ключевское Борзинского р-на), злаково-нителистниково-разнотравная степь (окр. пос. Октябрьский Краснокаменского р-на), клеверово-нителистниковая степь (окр. пос. Верх. Тасуркай Приаргунского р-на). **Амурская обл.**: володушково-злаковая степь (окр. г. Свободный). **Приморье**: злаково-спирейная степь (окр. г. Пограничный Пограничного р-на), полынно-шлемниковое дубовое редколесье (окр. с. Комиссарово Ханкайского р-на).

В дальнейшем все ценопопуляции названы по географическим пунктам, близ которых они изучались.

Семена, собранные в экспедициях, были высеяны (каждая популяция отдельно) на экспериментальном участке Центрального сибирского ботанического сада СО РАН: читинская группа ценопопуляций весной 1986 г., приморская — весной 1988 г., амурские растения были высажены в грунт в стадии проростков и в ювенильном возрасте осенью 1988 г. Все изученные ценопопуляции шлемника различаются по численности, возрастному составу и морфологическим характеристикам растений (Банаева, 1995а, б).

Опираясь на ранее разработанные методики (Работнов, 1960; Вайнагий, 1974; Методические..., 1980), мы выделили следующие элементы семенной продуктивности: реальная продуктивность — количество созревших семян; потенциальная продуктивность — количество семяпочек (для *S. baicalensis* ее можно определять как число цветков, умноженное на 4); коэффициент продуктивности — отношение показателей реальной семенной продуктивности к потенциальной, выраженное в процентах; масса 1000 шт. семян. За элементарную единицу счета принимали генеративный побег средневозрастной особи. Проращивание семян проводили в чашках Петри при температурных режимах: 3—5, 12—15, 18—20, 30 °С в 3-кратной повторности.

Результаты и их обсуждение

Изучение размеров и массы семян показало, что средневозрастные генеративные растения природных ценопопуляций имеют более мелкие семена, чем интродуцированные растения того же возрастного состояния (см. таблицу). Семена приморских ценопопуляций мельче читинских и в природе, и в культуре. Среди природных читинских ценопопуляций наиболее крупные семена отмечены в популяциях «Верх.

Элементы семенной продуктивности *Scutellaria baicalensis*

Место сбора	Размеры семян, мм	Масса 1000 шт. семян, г	Семенная продуктивность (число на генеративный побег), шт.		Коэффициент продуктивности, %
			семяпочек	семян	
Читинская обл.					
Верх. Ключи	2.30±0.01 2.70±0.00	0.94±0.02 1.33±0.02	360.0±20.9 805.0±34.1	14.5±1.1 500.3±29.6	4.0 62.3
Борзя	2.10±0.00 2.40±0.01	0.93±0.03 1.08±0.02	178.6±13.8 643.3±30.7	5.0±0.2 230.1±22.4	2.8 35.8
Бишигино	2.40±0.01 2.60±0.02	1.15±0.03 1.75±0.03	300.1±18.9 932.8±31.9	47.8±0.9 651.6±28.4	17.1 69.8
Ключевское	2.20±0.00 2.50±0.01	1.32±0.02 1.65±0.03	87.2±8.6 394.7±21.9	14.1±0.7 158.3±12.6	16.3 40.4
Октябрьский	2.40±0.01 2.60±0.01	1.58±0.03 2.28±0.04	402.5±19.8 1004.4±39.6	89.8±3.5 820.7±29.5	22.3 81.7
Верх. Тасуркай	2.10±0.00 2.40±0.01	1.08±0.03 1.80±0.03	141.8±9.8 427.0±31.8	17.3±0.8 169.8±11.0	12.3 39.6
Амурская обл.					
Свободный	— 2.20±0.01	— 1.78±0.03	— 722.2±24.8	— 325.1±18.2	— 45.0
Приморье					
Комиссарово	2.00±0.00 2.30±0.01	1.25±0.02 1.65±0.03	206.1±12.5 837.2±28.6	16.3±0.9 346.7±15.9	2.9 41.8
Пограничный	2.10±0.01 2.30±0.01	1.39±0.02 1.75±0.02	197.3±11.4 811.2±32.9	11.5±0.5 403.0±20.0	5.6 49.6

Примечание. Над чертой — в природе, под чертой — при интродукции.

Ключи», «Бишигино», среди интродукционных — «Верх. Ключи», «Бишигино», «Октябрьский». Наименьшие размеры семян как в природе, так и в культуре — в популяции «Верх. Тасуркай».

Наиболее высокие потенциальная и реальная семенная продуктивность, а также коэффициент продуктивности, который может служить показателем соответствия биологических свойств ценопопуляции и условий обитания, проявляются в читинских ценопопуляциях «Бишигино», «Октябрьский», «Верх. Ключи».

При интродукции увеличиваются все показатели семенной продуктивности. Здесь снова выделяются те же ценопопуляции. Можно предположить, что в них повышенные значения семенной продуктивности наследственно закреплены. Такие популяции с наследственно закрепленной повышенной семенной продуктивностью имеют большое значение для интродукции (Тюрина, 1989). В интродукционных амурских и приморских популяциях тоже произошло повышение семенной продуктивности, но она достигает уровня средних значений для читинских популяций. О достаточно хорошей адаптации вида к новым условиям существования свидетельствуют высокие показатели коэффициента продуктивности.

Исследования Л. А. Хныкиной (1963, 1965) показали, что размножать *S. baicalensis* можно как сухими, так и пророщенными семенами, а также рассадой. Кроме

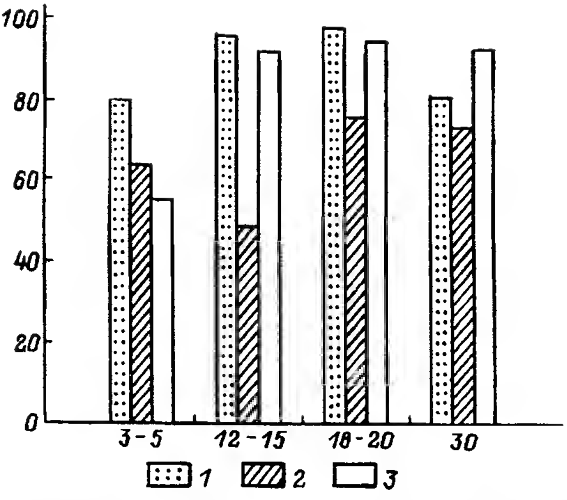


Рис. 1. Лабораторная всхожесть семян *Scutellaria baicalensis* при постоянных температурных режимах. Группы популяций: *1* — читинская, *2* — амурская, *3* — приморская. По оси абсцисс — температурные режимы, °С; по оси ординат — всхожесть, %.

семенного способа размножения применялось черенкование. Наиболее эффективным оказалось размножение яровизированными, пророщенными семенами и рассадой.

Для установления ценности семян как посевного материала нами проводились опыты по определению всхожести семян различных популяций *S. baicalensis*. Подтвердились данные В. И. Шашловой (1984) о том, что семена различного географического происхождения прорастают в широком температурном диапазоне от 3—5 до 30 °С. Это свидетельствует о широких приспособительных возможностях вида.

При температуре 3—5 °С прорастание семян интродукционных популяций начинается на 12-е сут и заканчивается на 35—45-е. Наибольшую всхожесть (до 80 %) имеют читинские популяции. Энергия прорастания на 16-е сут 11 % — у читинских, 2 % — у приморских и амурских популяций. Наибольшая доля семян у читинских популяций прорастает на 31—33-е сут, амурских — на 33—34-е, приморских — на 32-е. Таким образом, для этого температурного режима характерно медленное начало прорастания семян вне зависимости от их происхождения. При температуре 12—15 °С прорастание семян начинается раньше — на 10-е сут, заканчивается на 30-е. Лабораторная всхожесть высокая у всех групп популяций. Энергия прорастания на 14-е сут составляет 26—28 %. При температуре 18—20 °С наблюдается максимальная всхожесть семян читинских и приморских популяций — 98 и 95 % соответственно, несколько ниже лабораторная всхожесть семян амурских популяций — 76 %. Прорастание начинается на 3-и сут после закладки. Интенсивность прорастания велика с первых дней, особенно у читинских популяций. Прорастание семян амурских и приморских популяций начинается на 6-е сут. Энергия прорастания на 4-е сут у семян читинских популяций — 45 %, у амурских и приморских — 30 %. При температуре 30 °С прорастание семян начинается на 3-и сут, общая продолжительность прорастания около 30 сут. При этом температурном режиме наибольшая лабораторная всхожесть оказалась у семян приморских популяций (93 %). Энергия прорастания семян читинских популяций на 4-е сут составила 15 %, амурских и приморских — 9 %. Наибольшая доля семян в читинских и приморских популяциях прорастает на 9—10-е сут (30 и 26 % соответственно). У амурских популяций прорастание семян по дням более равномерное, наибольшая доля (17 %) семян прорастает на 6—7-е сут.

Изучение лабораторной всхожести семян, собранных в природе, показало, что при проращивании при постоянной температуре 18—20 °С она колеблется от 60 % в ценопопуляциях «Бишигино» и «Октябрьский» до 13 % в ценопопуляции «Борзя» (рис. 1).

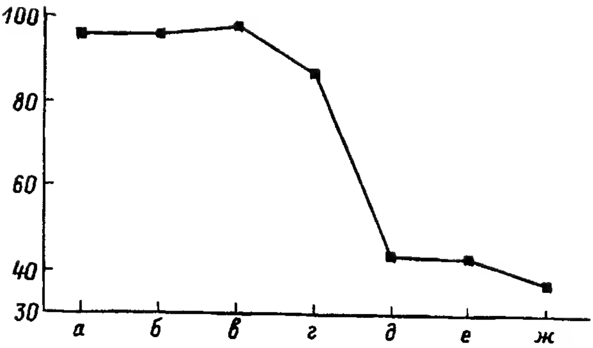


Рис. 2. Лабораторная всхожесть семян *Scutellaria baicalensis* в зависимости от сроков хранения.

По оси абсцисс — сроки хранения: *а* — сразу после сбора, *б* — 3 мес, *в* — 8 мес, *г* — 3 года, *д* — 4 года, *е* — 5 лет, *ж* — 6 лет; по оси ординат — всхожесть, %.

В приморских ценопопуляциях наибольшая лабораторная всхожесть семян отмечена в ценопопуляции «Комиссарово» (45 %). Полевая всхожесть семян высока в ценопопуляциях «Бишигино» (35 %) и «Верх. Ключи» (30 %), самые низкие значения по этому признаку в ценопопуляции «Верх. Тасуркай» (9 %). По данным Шашловой (1984), стратификация в течение 1 мес повышает полевую всхожесть семян *S. baicalensis* до 25—40 %, однако эти значения находятся в пределах, полученных для исследованных нами популяций, семена которых высевались без предварительной стратификации.

По данным Хныкиной (1965), семена *S. baicalensis* имеют послеуборочный период покоя до 50 сут. Наши исследования свидетельствуют об отсутствии у них периода покоя (рис. 2). В лабораторных условиях семена дружно прорастали сразу после сбора. Высокая всхожесть семян сохранялась в течение 3—4 лет, потом она снижалась. Лабораторная всхожесть семян после 6 лет хранения оставалась на уровне 30—40 %.

Выводы

1. Растения шлемника байкальского из читинской группы ценопопуляций имеют лучшие показатели элементов семенной продуктивности по сравнению с таковыми приморской и амурской. Наибольшие показатели отмечены в ценопопуляциях «Октябрьский», «Верх. Ключи», «Бишигино».

2. При интродукции происходит увеличение всех элементов семенной продуктивности вне зависимости от эколого-географического происхождения семян, причем превосходство читинских популяций над амурскими и приморскими сохраняется. Поэтому именно с читинскими популяциями необходимо вести дальнейшую интродукционную работу.

3. Оптимальной для прорастания семян является температура 18—20 °С: прорастание начинается раньше, идет интенсивнее, с большей энергией.

4. Семена *S. baicalensis* не обладают периодом покоя и прорастают в лабораторных условиях сразу после сбора. Высокая всхожесть семян сохраняется в течение 3 лет.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Банаева Ю. А. Изучение шлемника байкальского в естественных местах произрастания. 1. Онтогенез // Центральный сибирский ботанический сад СО РАН. Новосибирск, 1995а. 30 с. Деп. в ВИНИТИ 30.11.95, № 3175-В 95.

Банаева Ю. А. Изучение шлемника байкальского в естественных местах произрастания. 2. Возрастной состав ценопопуляций // Центральный сибирский ботанический сад СО РАН. Новосибирск, 1995б. 11 с. Деп. в ВИНИТИ 30.11.95, № 3176-В 95.

Вайнагий И. В. О методике изучения семенной продуктивности растений // Бот. журн. 1974. Т. 59. № 6. С. 826—831.

Гольдберг В. Е., Дыгай А. М., Литвиненко В. И., Попова Т. П., Суслов Н. И. Шлемник байкальский. Фитохимия и фармакологические свойства. Томск, 1994. 222 с.

Гольдберг В. Е., Дыгай А. М., Новицкий В. В. Рак легкого и система крови. Томск, 1992. 236 с.

Левина Р. Е. Морфология и экология плодов. Л., 1987. 160 с.

Лекарственные препараты, разрешенные к применению в СССР. М., 1979. 352 с.

Методические указания по семеноведению интродуцентов. М., 1980. 64 с.

Работнов Т. А. Методы изучения семенного размножения травянистых растений в сообществах // Полевая геоботаника. М.; Л., 1960. Т. 2. С. 20—40.

Тюрина Е. В. Популяционные аспекты изучения исходного материала для интродукции // Ускорение интродукции растений Сибири. Новосибирск, 1989. С. 34—46.

Хныкина Л. А. Фармакогностические и биологические особенности шлемника байкальского: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Томск, 1963. 13 с.

Хныкина Л. А. Некоторые биологические особенности шлемника байкальского, связанные с его размножением // Растительные ресурсы Сибири, Урала и Дальнего Востока. Новосибирск. 1965. С. 162—165.

Шашлова В. И. Биологические особенности прорастания семян шлемника байкальского // Экологические проблемы семеноведеиия интродуцентов: Тез. докл. 7-й Всесоюз. конф. Рига, 1984. С. 140—141.

**Центральный сибирский
ботанический сад СО РАН
Новосибирск**

Получено 21 VII 1997

SUMMARY

The elements of seed yielding and some features of biology of seed germination of *Scutellaria baicalensis* Georgi were studied in 9 coenopopulation (Chita region, Amur region, south-western Primorye) and in introduction into Novosibirsk region. The plants from Chita group of coenopopulations have the best characteristics of seed efficiency both in nature and in culture. Optimal temperature for germination of seeds is 18—20 °C. The coenopopulations and individuals perspective for further introduction were indentified.

УДК 581.143 : 581.48 (574 + 517)

Бот. журн., 1998 г., т. 83, № 6

© И. В. Борисова

О ДОЛГОВЕЧНОСТИ СЕМЯН НЕКОТОРЫХ СТЕПНЫХ И ПУСТЫННЫХ РАСТЕНИЙ КАЗАХСТАНА И МОНГОЛИИ

I. V. BORISOVA. ON THE SEED LONGEVITY IN SOME STEPPE AND DESERT PLANTS OF KAZAKHSTAN AND MONGOLIA

Изучена долговечность семян степных и пустынных растений из Казахстана и Монголии при сухом хранении. Выделено 5 биологических типов семян по их долговечности и 5 групп по характеру изменения всхожести при продолжительном хранении. Эти типы и группы отчасти согласуются друг с другом. Зависимости между размерами семян и их долговечностью не выявлено.

Важность изучения долговечности, или длительности жизни, семян несомненна. Оно необходимо как в теоретическом отношении — для общей характеристики вида (его экобиоморфы), так и в практическом — сохранение генофонда и др.

С. А. Котт (1947) оправданно считает, что следует различать такие понятия, как «жизнеспособность семян» и «долговечность семян», так как первое означает проявление биологической стойкости семян в разнообразных условиях хранения, а второе понятие является частным случаем первого. В связи с этим многие авторы (Котт, 1947; Крокер, Бартон, 1955, и др.) отмечают относительный характер термина «продолжительность жизни (долговечности) семян», так как способность прорастать зависит от условий, в которых семена хранились.

Долговечность семян растения при разных условиях хранения изучалась очень многими авторами. Обзоры этой литературы имеются в работах С. А. Котта (1947), В. Крокера и Л. Бартон (1955), Л. Бартон (1964), А. С. Ионесовой (1970), А. В. Попцова (1976) и др. О длительности жизни семян степных и пустынных растений сведений не очень много. Отдельные указания есть в статьях И. Т. Васильченко (1937), О. А. Пидотти (1952), А. П. Синьковского (1952), В. П. Редченко (1956), М. Г. Шацкой (1960, 1963), И. А. Райковой (1962), В. В. Уткина (1964), А. С. Ионесовой (1970) и др.

Наши исследования были проведены со свежими и хранившимися семенами некоторых степных и пустынных растений, собранных в Казахстане (1959—1969 гг.) в опустыненных степях и в Монголии (1970—1976 гг.) в сухих, пустынных степях и в пустыне.[1] Природные условия районов работ охарактеризованы в монографии «Биокомплексные исследования в Казахстане» (1969а, б, 1976) и в статьях Т. К. Гордеевой (1972, 1974). В настоящей статье речь пойдет о долговечности семян степных и пустынных растений в условиях сухого хранения. Семена хранили в бумажных пакетах, находящихся в картонных коробках в лаборатории; казахстанские — максимум до 18 лет, монгольские — до 10—12 лет.

Методика постановки опытов неоднократно опубликована (Беспалова, Борисова, 1979; Беспалова и др., 1980, 1984). Не все опыты удалось довести до конца из-за недостатка материалов.

Для 67 видов (48 из Монголии и 19 из Казахстана, причем 1 вид — *Artemisia frigida* — общий)[2] опыты проводились многократно. Кроме того, у 34 видов всхожесть проверена однократно после 3—12 лет хранения семян.

Всего (многократно и однократно) было изучено 100 видов (62 из Монголии и 39 из Казахстана) из 26 семейств. Половина видов (50 %) относится в семействам *Poaceae* (23 %), *Asteraceae* (14 %) и *Fabaceae* (13 %). По 5 % насчитывают семейства *Alliaceae*, *Brassicaceae* и *Chenopodiaceae*, по 4 % — *Polygonaceae*, *Rosaceae* и *Scrophulariaceae*, по 3 % — *Zygophyllaceae*, по 2 % — *Apiaceae*, *Caryophyllaceae*, *Convolvulaceae* и *Primulaceae*. Остальные 12 % видов относятся к семействам *Asclepiadaceae*, *Boraginaceae*, *Caprifoliaceae*, *Crassulaceae*, *Cyperaceae*, *Frankeniaceae*, *Lamiaceae*, *Peganaceae*, *Plantaginaceae*, *Ranunculaceae*, *Tamaricaceae*, *Valerianaceae* (каждое представлено 1 видом).

Среди 67 видов (многократно проращивавшихся семян) 1 — многоствольное дерево (*Haloxylon ammodendron* из Монголии), 6 — кустарники *Spiraea hypericifolia* (Казахстан), виды рода *Caragana* (Монголия) и др., 13 — полукустарнички (в основном виды рода *Artemisia*), 37 — многолетние травы (8 видов рода *Stipa* и другие характерные степные растения — *Festuca valesiaca*, *Cleistogenes squarrosa*, *Allium anisopodium*, *A. bidentatum* и др.) и 10 — малолетники (в основном монгольские — *Aristida heymannii*, *Enneapogon borealis*, *Chenopodium strictum*, *Corispermum mongolicum* и др.).

Среди географо-фитоценотических типов преобладают степные (46 %), пустынно-степные и степно-пустынные (36 %) виды. Чисто пустынных растений немного (12 %), 6 % составляют лугово-степные и галофильно-луговые виды.

---

[1] Кроме автора в проведении этих исследований принимали участие З. Г. Беспалова, Т. А. Попова и Ж. Санжид. В статье частично использованы неопубликованные данные З. Г. Беспаловой.

[2] Латинские названия растений приведены по сводкам С. К. Черепанова (1981) и В. И. Грубова (1982).

Сведения об изменениях всхожести семян по годам хранения представлены в таблице. Поскольку всхожесть семян во многом зависит от того, в какой год и при каких условиях заложены семена, она не всегда была высокой. Кроме того, всхожесть семян варьирует в зависимости от способа их проращивания (обычный, скарификация, накалывание, пониженная температура и др.), поэтому в таблице указана только максимальная выявленная величина для каждого вида.

У 34 видов (19 из Казахстана и 15 из Монголии) всхожесть хранившихся семян была проверена однократно: на 3—4-й годы хранения — *Stipa baicalensis* (всхожесть 70 %), *Ancathia igniaria* (100), *Ceratocephala testiculata* (12), *Pedicularis flava* (50), *Convolvulus ammanii* (20), *Allium caesium* (44), *A. tenuissimum* (72), *Ferula soongarica* (46); на 5—6-й годы хранения — *Artemisia austriaca* (26), *A. maicara* (15), *A. sublessingiana* (70), *Brachanthemum gobicum* (95), *Sisymbrium polymorphum* (37), *Zygophyllum potaninii* (100), *Frankenia hirsuta* (91); на 7—8-й годы хранения — *Allium mongolicum* (21), *Ferula bungeana* (100), *Peganum nigellastrum* (87); на 9—10-й годы хранения — *Sedum hybridum* (4); на 11—13-й годы хранения — *Lonicera microphylla* (8), *Alopecurus arundinaceus* (47), *Eragrostis minor* (28), *Astragalus arcuatus* (57), *A. grubovii* (73), *Oxytropis aciphylla* (67), *Trigonella orthoceras* (100), *Erysimum marschallianum* (11), *Chorispora tenella* (8), *Arenaria longifolia* (35), *Vincetoxycum sibiricum* (7), *Rumex acetosella* (14). Отсутствие всхожести семян отмечено на 11-й год хранения у *Onosma simplicissima*, *Stellaria dichotoma*, на 12-й год — у *Phlomis tuberosa*.

Итак, у 23 видов (34 %) долговечность семян прослежена полностью (до окончательной потери ее), у 7 видов — до очень низкой всхожести (5 %) и еще у 5 видов — до всхожести 6—10 %. Таким образом, только у половины видов (52 %) из 67 видов или 42 % из 100 выявлена примерная долговечность семян при сухом хранении. Следует отметить что у 9 видов из 67 (и у 13 видов из 100) (в том и другом случаях — 13 %) после 9—12 лет хранения всхожесть семян еще сохранялась довольно высокой (более 50 %).

Обычно по долговечности различают 3 типа семян, выделенных A. Ewart (1908): микробиотики (сохраняют всхожесть до 3 лет), мезобиотики (от 3 до 15 лет), макробиотики (от 15 до 100 лет). Ewart отмечает, что долговечность семян является наследственным свойством, приобретенным для приспособления к условиям среды. Однако следует согласиться с мнением С. А. Котта (1947) о том, что не может быть единой шкалы долговечности семян для всех областей земного шара. Так, например, японский ученый Кондо Монтаро (цит. по: Котт, 1947) дал свои пределы долговечности семян: микробиотики — до 2 лет, мезобиотики — до 3 лет, макробиотики — до 5 лет. Ни та, ни другая классификации для характеристики долговечности семян степных и пустынных растений не подходят. В связи с этим мы предлагаем предварительную классификацию, составленную по нашим и литературным данным.[3] Границы между отдельными подразделениями условны.

Инфрамикробиотики. Долговечность семян составляет менее 1 года или 1 (реже 2) год. К этой группе относятся семена саксаулов *Haloxylon ammodendron* (Монголия), *H. aphyllum* (Ср. Азия; Суслова, 1935; Редченко, 1956; Ионесова, 1970), *H. persicum* (Ср. Азия; Редченко, 1956), а также многолетних кустарниковых солянок (Бурыгин и др., 1956) и однолетников *Atriplex heterosperma*, *A. tatarica*, *Ceratocarpus arenarius*, *C. utriculosus*, *Salsola ruthenica* (Редченко, 1956).

Микробиотики. Долговечность семян составляет от 2—3 до 5—6 лет. Такое число лет сохраняются семена *Achnatherum splendens*, *Artemisia adamsii*, *A. macrocephala*, *Heteropappus altaicus*, *Anabasis brevifolia*, *Kochia prostrata* (см. таблицу), а также *Artemisia turanica*, *A. halophila* (Синьковский, 1952), *A. macrocephala* (Райкова, 1962), *Aster alpinus* (Пидотти, 1952), *Anemone crinita*, *Pulsatilla campanella* (Короткова, Чайка, 1972), *Jurinea arachnoidea* (Уткин, 1964).

---

[3] Эта классификация является предварительной, в связи с тем что у половины исследованных нами видов полная долговечность семян не выявлена, а в литературе для степных и пустынных растений полных данных очень мало.

Изменение по годам всхожести хранившихся семян степных и пустынных растений

Семейство, вид	Место сбора	Сроки хранения семян, годы																	
		св	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	17	18
		Всхожесть, %																	
Poaceae																			
Achnatherum splendens	M	8	68	80	66	—	—	0											
Agropyron cristatum	M	—	100	90	88	—	—	0	—	—	—	—	6	—	0				
Aristida heymannii	M	0	51	51	37	—	—	—											
Cleistogenes squarrosa	M	79	100	100	96	99	75	—	—	—	—	—	—	9					
C. songorica	M	—	78	—	80	—	—	100	—	—	—								
Enneapogon borealis	M	0	50	—	—	—	—	—	—	—	—	34	—	—					
Festuca valesiaca	K	53	97	86	94	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0			
Koeleria cristata	M	—	98	92	46	—	—	100	—	—	—								
Leymus chinensis	M	—	100	10	18	—	—	70	—	—	—								
Poa attenuata	M	59	94	76	71	—	—	—											
Psathyrostachys juncea	K	72	95	—	—	—	—	—	—	—	—	—	7	—	—	—	0		
Puccinellia tenuiflora	M	2	98	98	64	—	—	—											
Stipa glareosa	M	85	—	—	61	—	—	—	87	20	—	—	—						
S. kirghisorum	K	16	74	—	—	—	—	—	—	82	52	—	—	—					
S. klemenzii	M	93	—	93	—	—	—	17	0										
S. krylovii	M	37	90	91	82	89	86	—	—	—									
S. lessingiana	K	2	48	8	3	—	—	—	—	—	64	—	—	—	0				
S. orientalis	K	67	97	—	13	—	—	—	—	—	0.2	—	—	—					
S. pennata	K	28	30	12	—	—	—	—	—	66	—	—	—						
S. sareptana	K	53	95	58	93	—	—	—	—	89	60	—	—	—	—	8	—	9	0
Asteraceae																			
Artemisia adamsii	M	—	36	—	37	5	7	0											
A. frigida	M	—	81	80	46	—	58	0	—	—	—	0							
То же	K	—	94	—	—	75	—	—	—	20	—	—	—	—	—	—	—	—	4
A. gracilescens	K	—	50	67	94	84	—	—	—										
A. macrocephala	K	80	—	—	10	17	1	0											

Продолжение таблицы

Семейство, вид	Место сбора	Сроки хранения семян, годы																	
		св	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	17	18
		Всхожесть, %																	
Artemisia pauciflora	К	69	95	80	69	—	—	—											
A. xerophytica	М	99	—	—	—	90	60	—	—	—									
Heteropappus altaicus	М	83	63	—	24	—	0												
Serratula centauroides	М	78	—	—	54	—	—	—	14	—	—	4	—	—	—				
Fabaceae																			
Astragalus mongolicus	М	37	100	—	—	—	—	—	0										
A. monophyllus	М	100	38	—	—	—	—	—	—	—	—	88							
A. vallestris	М	95	40	—	—	33	—	—	—	—	—	40							
Caragana leucophloea (stepposa)	М	69	88	—	100	—	—	75	—	—	—								
C. microphylla	М	100	60	96	100	56	91	80	80	—	80	—	—	—					
C. pygmaea	М	100	64	84	97	—	—	74	78	—	95	—	—	—					
C. stenophylla	М	99	92	97	100	—	33	74	78	—	—	—							
Chesneya mongolica	М	—	—	—	—	—	—	—	58	—	100								
Oxytropis selengensis	М	30	—	34	51	—	—	0	6	—	—	—							
Chenopodiaceae																			
Anabasis brevifolia	М	—	40	6	—	—	0												
Chenopodium strictum	М	0	6	4															
Corispermum mongolicum	М	2	52	—	—	10	—	—											
*Haloxylon ammodendron**	М					20	—	10	—	0									
Kochia prostrata	К	—	41	8	—	29													
Polygonaceae																			
Atraphaxis frutescens	К	—	6	—	—	2	—	—	—	—	—	0							
Rheum nanum	М	20	95	—	—	98	—	—	58	—	—	—							
R. tataricum	К	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	14	—	0	—	0			

Семейство, вид	Место сбора	Сроки хранения семян, годы																	
		св	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	17	18
		Всхожесть, %																	
Rosaceae																			
Chamaerhodos erecta	М	8	—	—	80	—	58	62	6	—	—	—							
Potentilla bifurca	М	0	—	—	6	—	—	—	—	—	—	97	—	—	—				
P. nudicaulis	М	0	—	7	88	—	59	—	4	—	—	0							
Spiraea hypericifolia	К	100	—	—	—	—	—	—	—	—	—	10	—	—	—				
Scrophulariaceae																			
Cymbaria dahurica	М	83	100	—	—	—	—	—	—	—	88	31	—	—	—				
Lagochilus ilicifolius	М	63	—	—	70	—	28	—	—	—	—	28	—	—	—				
Panzeria lanata	М	18	68	65	—	—	—	—	—	2	—	—	—						
Alliaceae																			
Allium anisopodium	М	—	80	77	22	—	—	—	0	—	0								
A. bidentatum	М	88	—	91	72	—	—	5	0										
Brassicaceae																			
Alyssum turkestanicum	К	0	82	28	—	—	—	—	—	—	—	—	0						
Berteroa spathulata	К	—	—	—	—	27	—	—	—	—	—	2	—	—	—				
Primulaceae																			
Androsace maxima	К	0	66	—	—	—	—	—	—	—	—	—	89	—	—	—	—	—	2
A. septentrionalis	М	0	—	—	—	—	—	—	100	—	99	—	—	—					
Zygophyllaceae																			
Zygophyllum rosovii	М	7	12	—	—	—	—	—	83	—	—	100							
Z. xanthoxylon	М	97	82	—	—	—	—	—	94										

Продолжение таблицы

Семейство, вид	Место сбора	Сроки хранения семян, годы																	
		св	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	17	18
		Всхожесть, %																	
Convolvulaceae																			
Convolvulus fruticosus	М	29	—	—	—	—	72	77	100	—	—	—							
Cyperaceae																			
Carex supina	К	0	24	—	—	—	—	—	—	—	—	6	24	—	—	—			
Plantaginaceae																			
Plantago minuta	М	15	26	—	—	—	—	—	—	—	—	0							
Rntaceae																			
Haplophyllum davuricum	М	98	93	91	—	—	—	4	—	—	—								
Tamaricaceae																			
Reaumuria songarica	М	—	57	—	—	56	44	—	—	—									
Valerianaceae																			
Patrinia intermedia	К	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	28	—	0					

Примечание. Место сбора: М — Монголия, К — Казахстан. св — свежесобранные семена, «*» — у *Haloxylon ammodendron* показаны не годы, а **месяцы** хранения.

Мезобиотики. Долговечность семян составляет от (5) 6 до 10 (11) лет. Эта длительность жизни семян свойственна *Agropyron cristatum*, *Stipa klemenzii*, *S. orientalis*, *Serratula centauroides*, *Chamaerhodos erecta*, *Panzeria lanata*, *Allium anisopodium*, *A. bidentatum*, *Berteroa spathulata*, *Haplophyllum davuricum*, а также *Dracocephalum ruischianum*, *Dianthus barbatus*, *D. seguieri* (Пидотти, 1952), *Crambe kotschyana*, *Fibigia suffruticosa* (Батырова, 1968).

Макробиотики. Долговечность семян — свыше 10 и до 20 лет. Сюда относятся семена *Cleistogenes squarrosa*, *Festuca valesiaca*, *Psathyrostachys juncea*, *Stipa lessingiana*, *S. sareptana*, *Rheum tataricum*, *Caragana microphylla*, *C. pygmaea*, *Chesneya mongoliaca*, *Potentilla nudicaulis*, *Androsace maxima*, *Plantago minuta*, *Patrinia intermedia* (см. таблицу), а также некоторых видов сем. *Lamiaceae* из Копетдага (Билолов, 1968).

Ультрамакробиотики. Долговечность семян свыше 20 лет. Среди исследованных нами растений семян с такой долговечностью не было выявлено, однако из работ других авторов известно, что у некоторых астрагалов (Ищенко, 1960), а также у *Ammodendron conollyi*, *Smirnovia turkestana* (Перская, 1955) семена прорастают через 20—30 (и более) лет.

По влиянию продолжительности хранения семян на погодичное изменение их всхожести можно выделить несколько групп. Ранее подобного рода группы были выделены В. Г. Нестеренко (1960). Однако ее исследования проводились всего в течение 6 лет. Наши данные позволяют несколько уточнить и расширить эту классификацию. Она, так же как и предыдущая, является предварительной, ибо еще очень мало данных по окончательной долговечности семян при сухом хранении.

Различаются 5 групп семян по изменениям всхожести с годами.

1-я группа. Семена в свежем состоянии имеют наивысшую всхожесть, которая 1—2 года хранения может оставаться относительно высокой, но затем резко падает: *Heteropappus altaicus* (рис. 1, *А*, *1*), *Haplophyllum davuricum* (рис. 1, *А*, *2*), *Stipa klemenzii*.

2-я группа. Семена имеют очень низкую всхожесть в свежем состоянии (или не всходят), а по мере хранения их всхожесть сначала резко повышается (за 2—3 года) до максимальной, а затем падает в течение 4—6 лет: *Achnatherum splendens* (рис. 2, *А*, *1*), *Potentilla nudicaulis* (рис. 2, *А*, 2).

3-я группа. Семена в свежем состоянии имеют несколько пониженную всхожесть по сравнению с первыми годами хранения, затем всхожесть повышается в течение 2—3 лет и далее резко снижается: *Allium bidentatum* (рис. 2, *Б*, *1*), *Agropyron cristatum*, *Panzeria lanata* (рис. 2, *Б*, *2*).

4-я группа. Семена в свежем состоянии имеют более низкую всхожесть, чем в последующие несколько лет хранения, когда всхожесть держится примерно на одном уровне, а затем постепенно понижается: *Stipa krylovii* (рис. 1, *Б*, *1*), *Astragalus mongolicus*, *Rheum nanum* (рис. 1, *Б*, *2*). *Cymbaria dahurica.*

5-я группа. Всхожесть свежих семян наивысшая (бобовые) или несколько пониженная (некоторые злаки), а затем на протяжении многих лет хранения она то понижается, то снова повышается: *Koeleria cristata* (рис. 3, *А*, *1*), *Leymus chinensis* (рис. 3, *А*, *2*), *Astragalus monophyllus*, *A. vallestris*, *Caragana microphylla* (рис. 3, *Б*, *1*), *C. pygmaea* (рис. 3, *Б*, *2*), *Zygophyllum xanthoxylon.*

К сожалению, в соответствующей литературе очень мало данных, позволяющих выявить подобные группы среди других степных и пустынных растений. Однако кое-что все же имеется. Так, всхожесть семян *Haloxylon aphyllum* (Ионесова, 1970) изменяется, но не по годам, а по месяцам хранения, а у *Kochia prostrata* — по годам (подобно семенам растений 1-й группы). Всхожесть семян *Jurinea arachnoidea* (Уткин, 1964), *Saussurea salsa* (Райкова, 1962), *Artemisia rhodantha* (Носова, 1971) изменяется по годам, так же как у семян растений 1-й группы (рис. 4, *1*). У *Bromus oxyodon* (рис. 4, *2*) хранившиеся семена изменяют всхожесть по примеру 4-й группы семян, у *Aegilops crassa* (рис. 4, *3*) и *Bromus tectorum* (рис. 4, *4*) — по примеру 5-й группы (Шацкая, 1963).

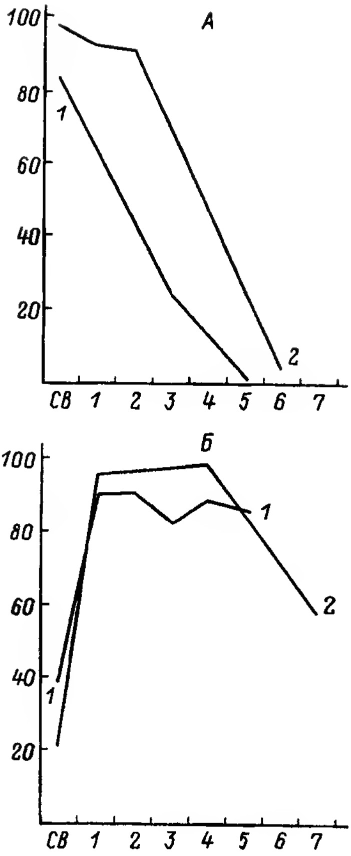


Рис. 1. Изменение с годами всхожести хранившихся семян *Heteropappus altaicus* (*А, 1*), *Haplophyllum davuricum* (*А, 2*), *Stipa krylovii* (*Б, 1*), *Rheum nanum* (*Б,2*).

По оси ординат — доля проросших семян, %; по оси абсцисс — годы (*св* — свежесобранные семена).

Следует отметить, что характер изменения всхожести хранившихся семян по годам отчасти согласуется с типами их долговечности. Среди микробиотиков и мезобиотиков встречаются семена растений разных групп изменения всхожести с годами, но преобладают семена 1—3-й групп, а среди макробиотиков, наоборот, не встречается семян 1—3-й групп, а преобладают семена 4-й и 5-й групп. Что касается распространения типов долговечности семян в различных семействах, то в сем. *Poaceae* преобладают мезо- и макробиотики, в сем. *Asteraceae* — микро- и мезобиотики, в сем. *Fabaceae* — макробиотики, в сем. *Chenopodiaceae* — микробиотики. Кроме того, мезобиотики встречаются в семействах *Alliaceae*, *Rosaceae*, *Polygonaceae* и др., а микробиотики — в семействах *Scrophulariaceae*, *Primulaceae*, *Zygophyllaceae* и др. Инфрамикробиотики отмечены только в сем. *Chenopodiaceae*, а ультрамакробиотики — в сем. *Fabaceae*.

У кустарников преобладают макробиотики. У полукустарничков встречаются все 3 основных типа: микро-, мезо- и макробиотики, несколько преобладают мезобиотики. У многолетних трав также имеются 3 типа, но преобладают мезо- и макробиотики. У малолетников из этих 3 типов наибольшее число принадлежит макробиотикам, меньше микро- и мезобиотиков.

Среди различных географо-фитоценотических типов у степных растений встречаются все 3 основных типа долговечности семян, но значительно преобладают мезо- и макробиотики. У пустынно-степных и степно-пустынных растений отмечена такая же закономерность, а у пустынных растений примерно одинаково участие всех основных типов.

Таким образом, микробиотики характерны для растений семейств *Chenopodiaceae* и *Asteraceae*, для степных полукустарничков и однолетников. Мезобиотики также встречаются в основном в сем. *Asteraceae*, но их немало в сем. *Poaceae* среди степных, а также степно-пустынных и пустынно-степных полукустарничков и многолетних трав. Макробиотики преобладают в семействах *Fabaceae* и *Poaceae* у степных, пустынно-степных и степно-пустынных трав, полукустарничков и кустарников.

Мы согласны с мнением С. А. Котта (1947) о том, что нет зависимости между линейными размерами семян и их жизнеспособностью. Так, у мезобиотиков, например, есть мелкие семена (*Spiraea hypericifolia*, полыни) и относительно крупные (*Stipa pennata*, *S. krylovii*), у макробиотиков семена также могут быть мелкими (*Cleistogenes squarrosa*, *Androsace maxima*) и крупными (*Stipa kirghisorum*, *S. lessingiana*).

Скорее всего, долговечность семян связана не с их величиной, а с анатомическими и физиологическими особенностями их наружных покровов.

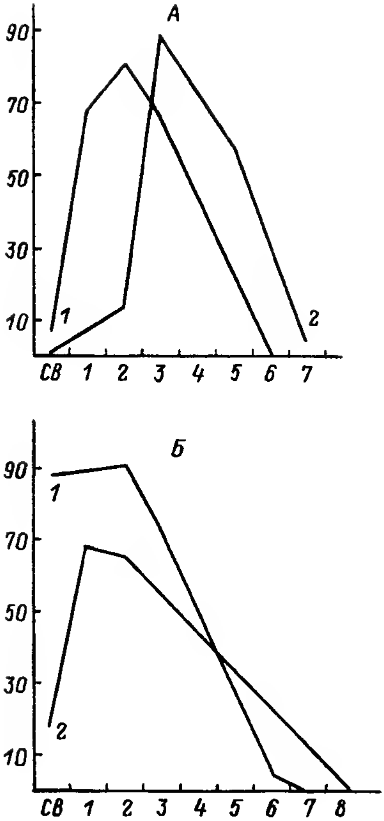


Рис. 2. Изменение с годами всхожести хранившихся семян *Achnatherum splendens* (*А, 1*), *Potentilla nudicaulis* (*А, 2*), *Allium bidentatum* (*Б, 1*) и *Panzeria lanata* (*Б, 2*).

Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

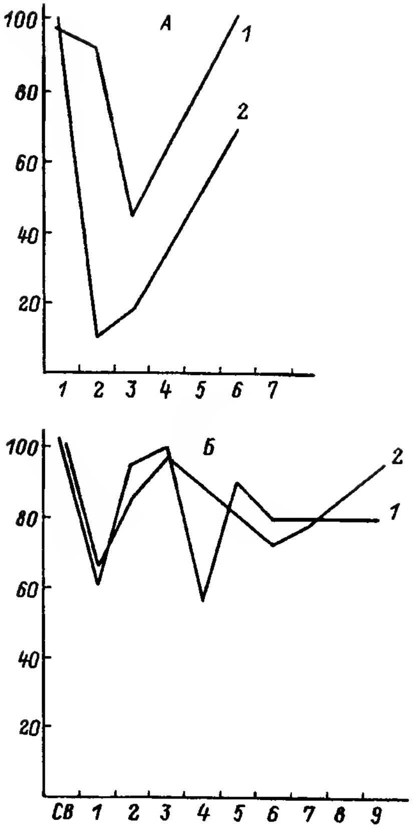


Рис. 3. Изменение с годами всхожести хранившихся семян *Koeleria cristata* (*А, 1*), *Leymus chinensis* (*А, 2*), *Caragana microphyla* (*Б, 1*), *Caragana pygmaea* (*Б, 2*).

Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

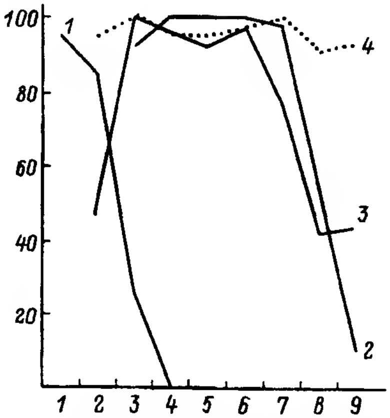


Рис. 4. Изменение с годами всхожести хранившихся семян *Jurinea arachnoidea* (*1*), *Bromus oxyodon* (*2*), *Aegilops crassa* (*3*), *Bromus tectorum* (*4*).

Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бартон Л. Хранение семян и их долговечность. М., 1964. 240 с.

Батырова М. Ш. Крестоцветные Туркмении, их биология, экология и перспективы хозяйственного использования: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ашхабад, 1968. 32 с.

Беспалова З. Г., Борисова И. В. Всхожесть и особенности прорастания зерновок ковылей *Stipa* L. (*Poaceae*) // Бот. журн. 1979. Т. 64. № 8. С. 1081—1090.

Беспалова З. Г., Борисова И. В., Калесник М. Н. Всхожесть и характер прорастания семян некоторых монгольских видов рода *Caragana* (*Fabaceae*) // Бот. журн. 1984. Т. 69. № 6. С. 792—799.

Беспалова З. Г., Борисова И. В., Попова Т. А., Санжид Ж. Семенное возобновление растений // Пустынные степи и северные пустыни МНР. Л., 1980. Ч. 1. С. 154—175.

Билолов Б. В. Губоцветные Копет-Дага, их биология и практическое значение: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ашхабад, 1968. 20 с.

Биокомплексные исследования в Казахстане. Л., 1969а. Ч. 1. 496 с.; 1969б. Ч. 2. 336 с.; 1976. Ч. 3. 292 с.

Бурыгин В. А., Закыров К. З., Запрометова Н. С., Паузнер Л. Е. Ботанические основы реконструкции пастбищ Южного Кзылкума. Ташкент, 1956. 233 с.

Васильченко И. Т. О семенах и их прорастании у некоторых солянок // Сов. ботаника. 1937. № 1. С. 116—121.

Гордеева Т. К. Комплексные стационарные исследования природных кормовых угодий Монгольской Народной Республики // Бот. журн. 1972. Т. 57. № 2. С. 270—276.

Гордеева Т. К. Основные черты растительности пустынно-степного стационара Булган-сомон // Структура и динамика степных и пустынных экосистем МНР. Л., 1974. С. 6—10.

Грубов В. И. Определитель сосудистых растений Монголии. Л., 1982. 443 с.

Ионесова А. С. Физиология семян дикорастущих пустынных растений. Ташкент, 1970. 152 с.

Ищенко Л. Е. Биология прорастания астрагалов Копетдага и южной части пустыни Каракумы // Изв. АН ТССР. 1960. Сер. биол. наук. № 4-5. С. 11—18.

Короткова Е. И., Чайка В. М. О прорастании и жизнеспособности растений юго-восточного Алтая // Растения природной флоры Сибири для зеленого строительства. Новосибирск, 1972. С. 209—215.

Котт С. А. Биологические особенности сорных растений и борьба с засоренностью почвы. М., 1947. 240 с.

Крокер В., Бартон Л. Физиология семян. М., 1955. 400 с.

Нестеренко В. Г. О всхожести семян при хранении их в лабораторных условиях // Бюл. ГБС. 1960. Вып. 36. С. 99—103.

Носова Л. И. О всхожести семян *Artemisia rhodantha* Rupr. на Памире // Тез. докл. V Всесоюз. совещ. по вопросам изучения и освоения флоры и растительности высокогорий. Баку, 1971. С. 286—289.

Перская А. Д. Плоды и семена древесно-кустарниковых пород — пескоукрепителей пустынь Средней Азии // Тр. Репетекской песчано-пустынной станции АН Туркм. ССР. Ашхабад, 1955. Т. 3. С. 235—293.

Пидотти О. А. Влияние сроков хранения семян травянистых многолетних растений на всхожесть // Тр. Ботан. ин-та им. В. Л. Комарова «Интродукция растений и зеленое строительство». Л., 1952. № 2. С. 361—367.

Попцов А. В. Биология твердосемянности. М., 1976. 158 с.

Райкова И. К. К биологии прорастания и всхожести семян некоторых памирских растений // Науч. тр. Ташкентск. гос. ун-та. Биология. 1962. Вып. 210. С. 155—186.

Редченко В. П. Биология прорастания семян Маревых // Тр. Туркм. с/х ин-та. 1956. Т. 8. С. 267—274.

Синьковский А. П. О семенном возобновлении пустынных полукустарничков // Бот. журн. 1952. Т. 37. № 4. С. 522—525.

Суслова М. И. Прорастание семян деревьев и кустарников пустыни Каракум // Проблемы растениеводческого освоения пустынь. Л., 1935. Вып. 4. С. 209—223.

Уткин В. В. О жизнеспособности семян крымских сложноцветных // Бюл. ГБС. 1964. Вып. 56. С. 44—49.

Черепанов С. К. Сосудистые растения СССР. Л., 1981. 510 с.

Шацкая М. Г. Зависимость всхожести семян эфемеровых растений от сроков и условий их хранения // Тр. Ин-та каракулеводства. Самарканд, 1960. Т. 10. С. 157—171.

Шацкая М. Г. Некоторые биологические особенности семян эфемеровых растений: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ташкент, 1963. 16 с.

Ewart A. J. On the longeviti of seeds // Proc. Roy. Soc. Victoria. 1908. Vol. 21. P. 1—210.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 21 IV 1997

SUMMARY

The longevity of dry-stored seeds in steppe and desert plants of Kazakhstan and Mongolia has been considered. Five types of seeds are recognised according to their longevity, infra-, micro-, meso-, macro- and ultrabiotics. Five groups of seeds were distinguished by the pattern of their germinating power changes with the storing years. No relationship between the seed size and their longevity was found.

УДК 581.46 : 582.842.2 (571.1/.5)

Бот. журн., 1998 г., т. 83, № 6

© Т. В. Елисафенко

ДВА ТИПА ЦВЕТЕНИЯ У РЕДКИХ СИБИРСКИХ ВИДОВ РОДА *VIOLA* (*VIOLACEAE*)

T. V. ELISAFENKO. THE TWO TYPES OF FLOWERING IN THE RARE SIBERIAN SPECIES OF *VIOLA* (*VIOLACEAE*)

У изученных интродуцированных редких сибирских видов рода *Viola* выявлены цветки двух типов: хазмогамные и клейстогамные, различающиеся по размеру, степени развития органов цветка, строению генеративных органов. Клейстогамное цветение является альтернативным хазмогамному и позволяет в неблагоприятных условиях обеспечить семенное размножение видов. Редким сибирским видам рода *Viola* клейстогамия позволила выжить в суровых неблагоприятных климатических условиях Сибири.

Впервые детальное исследование видов с клейстогамными цветками мы находим в работах Ч. Дарвина (1948). Он определил клейстогамию как приобретенную адаптацию в борьбе за жизнь, подчеркивал ненаследственный характер клейстогамии и впервые указал факторы, способные ее индуцировать. В последней обзорной работе на эту тему (Lord, 1981) предпринята попытка эволюционного анализа клейстогамии.

Клейстогамия — распространенное явление среди покрытосеменных: 12 % семейств покрытосеменных имеют виды с клейстогамными цветками и 6.17 % из них включают в себя амфигамные виды (Троицкий, 1925; Lord, 1981). Редкие сибирские виды рода *Viola* являются амфигамными видами, по классификации клейстогамии Ч. Дарвина (1948) и E. Hackel (цит. по: Верещагина, 1976).

В сем. *Violaceae* имеются виды с примитивными и продвинутыми признаками, что свидетельствует о его древности. Род *Viola*, наиболее эволюционно продвинутый в этом семействе, является единственным внетропическим родом с обширным ареалом, многие виды которого имеют клейстогамные цветки.

Морфологическое строение хазмогамного цветка отражает приспособленность к энтомофильному опылению. Структура клейстогамного цветка гарантирует самоопыление и оплодотворение. Несмотря на принципиально различный способ опыления, два типа цветка имеют общие признаки в морфологии.

В настоящей работе представлен сравнительный морфологический анализ хазмогамных и клейстогамных цветков редких сибирских видов рода *Viola* L., интродуцированных в Центральный сибирский ботанический сад СО РАН.

Материал и методика

Изучены редкие сибирские виды *V. alexandrowiana* (W. Beck) Juz., *V dactyloides* Roem. et Schult. *V. incisa* Turcz., *V. ircutiana* Turcz. (Малышев, Пешкова, 1979; Редкие..., 1980); *V. incisa* включен в «Красную книгу СССР» (1984) и «Красную книгу РСФСР» (1988). *V. alexandrowiana* — эндемик средней Сибири, вероятно, реликт неморальной флоры (Малышев, Пешкова, 1979); *V. dactyloides* — третичный реликт (Ревердатто, 1940); *V. incisa* — эндемик южной Сибири (Красная..., 1988); *V. ircutiana* — эндемик Прибайкалья (Иванова, 1988; Зуев, 1996). Эти виды интродуцированы в Центральный сибирский ботанический сад СО РАН (Семенова, 1993), с 1993 г. начато изучение их биологии.

При описании морфологии цветков использовали атлас по описательной морфологии высших растений (Федоров, Артюшенко, 1975). Для определения фертильности пыльцы использовали общепринятую методику (Голубинский, 1974). Свежесобранную пыльцу (от 21 VIII 1996) проращивали в 15 %-ном растворе сахарозы при $t = +21$ °С в течение 24 ч. Семенную продуктивность определяли в плодах от обоих типов цветка в начале сентября 1994 г. Все данные обработаны статистически (Плохинский, 1980), в таблицах представлены среднеарифметические величины и критерии достоверности разности.

Результаты и их обсуждение

Цветочная почка голая, функцию почечной чешуи выполняют молодые, еще не развитые листья, которые плотно облегают отдельные цветки. Цветочные почки обоих типов на ранних стадиях развития молочно-белые, зрелые почки у *V. alexandrowiana* и *V. incisa* зеленые, у *V. dactyloides* и *V. ircutiana* фиолетово-бурые. Бутон хазмогамного цветка яйцевидной формы с тупой верхушкой, а клейстогамного — продолговатый с заостренной верхушкой. Цветоножки длинные, тонкие, сначала прямые, при цветении изгибаются, а при созревании плода выпрямляются, голые, у *V. alexandrowiana* слабо опушенные. Цветоножки хазмогамных цветков в 1.5—3.0 раза короче, чем клейстогамных (табл. 1). Прицветники узкие, очередные, у *V. alexandrowiana* и *V. incisa* светло-зеленые, у *V. dactyloides* и *V. ircutiana* фиолетово-бурые, голые, у *V. alexandrowiana* слабо опушенные. В пазухах прицветников у *V. incisa* иногда может развиваться генеративный побег 2-го порядка. Чашечка подпестичная, несросшаяся, неопадающая, увядающая, у *V. alexandrowiana* слабо опушенная. Чашелистики отстают от венчика и плода у хазмогамного цветка и плотно прижаты друг к другу у клейстогамного. Нижние чашелистики хазмогамного цветка отогнуты вниз, так как там проходит шпорец (см. рисунок). Листосложение — черепитчато-промежуточное.

Морфологические признаки перехода клейстогамных бутонов в цветок определить трудно, на это же указывает М. В. Ракова (1985) для редких дальневосточных видов рода *Viola*. Хазмогамные цветки — зигоморфные, 5-членные. Основной фон венчика у *V. alexandrowiana* — белый, *V. dactyloides* — голубой, *V. incisa* — синий, *V. ircutiana* — фиолетовый. Нижний лепесток у *V. dactyloides* часто 2—3-зубчатый, у остальных видов цельнокрайный. Боковые и нижний лепестки имеют окрашенные жилки: у *V. alexandrowiana* — розовые, у остальных видов — темно-синие. Боковые лепестки опушенные по бокам отгиба у всех видов. В клейстогамных цветках имеются лишь зачатки лепестков, но у *V. alexandrowiana* может присутствовать чешуевидный шпорцевый лепесток. Клейстогамные цветки в 2—3 раза мельче, чем хазмогамные. Кроме клейстогамных и хазмогамных цветков встречаются промежуточные формы цветков, на что указывают ряд авторов (Lord, 1981; Mayers, Lord, 1983). У изучаемых видов такие формы встречаются чаще в августе, когда начинается вторичное хазмогамное цветение. При неблагоприятных условиях окончательного развития хазмогамного цветка не происходит. У проме-

ТАБЛИЦА 1

Морфобиологическая характеристика клейстогамных и хазмогамных цветков видов рода *Viola*

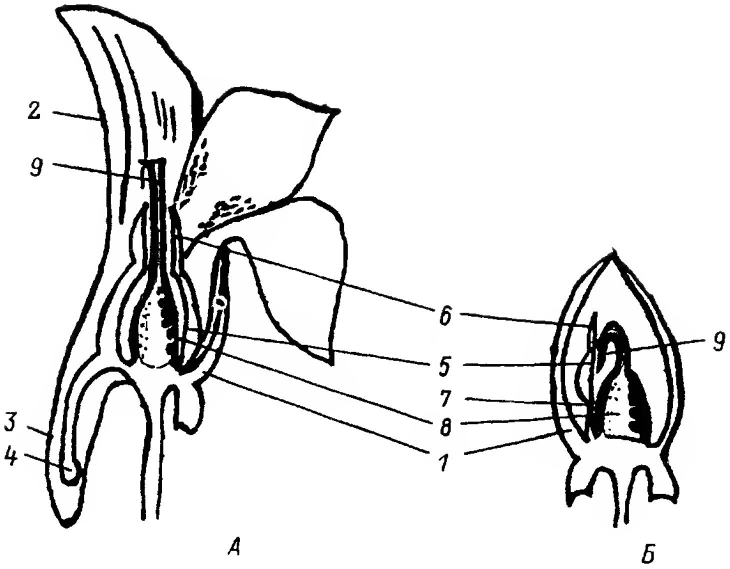
Вид	Признаки												
	период цветения, месяц		длина цветоножки, см		длина цветка, см		длина нектарника, см	число семяпочек			коэффициент завязывания семян в плоде		
	Х	К	Х	К	Х	К	Х	Х	К	t_1	Х	К	t_2
V. alexandrowiana	Май—июнь	Июнь—октябрь	3.80	8.88	1.34	0.62	0.34	—	43.15	—	—	90.54	—
V. dactyloides	Август—сентябрь	То же	5.00	7.14	1.87	0.65	0.34	51.38	44.85	0.96	51.38	75.92	2.88*
V. incisa	Май—июнь, август—сентябрь	» »	7.82	12.55	1.79	0.53	0.42	66.88	55.66	3.21*	37.86	74.35	6.47*
V. ircutiana	То же	» »	2.12	6.2	1.55	0.47	0.48	32.60	34.55	0.62	78.55	94.67	1.58

Примечание. Тип цветка: Х — хазмогамный, К — клейстогамный; «—» — нет данных; «*» — данные достоверно различаются; t_1, t_2 — критерии достоверности разности ($t = 2.07—2.03$, при $n = 7—38$, $p = 0.95$).

жуточных форм цветка имеется один хорошо развитый шпорцевый лепесток, остальные лепестки редуцированы в разной степени, цветок полузакрытый.

Андроцей хазмогамного цветка пентамерный, тычинки супротивны чашелистикам, раздвинутые, сомкнутые сверху, тычиночные нити сильно укороченные, в клейстогамных цветках длина тычиночной нити равна длине пыльника или превышает ее (табл. 2). Тычинки у хазмогамных цветков короче пестика и венчика. В клейстогамных цветках чаще встречаются только 2 нижние тычинки. У *V. alexandrowiana* можно встретить все 5, но в опылении участвуют нижние тычинки, боковые и верхняя значительно редуцированы, чаще оказываются без пыльцы. Пыльник нижней тычинки у клейстогамных цветков в 2—4 раза мельче, чем у хазмогамных. Длина верхней, боковых и нижних тычинок достоверно различается между собой у *V. alexandrowiana*, а у *V. dactyloides* достоверно различается только длина верхней и нижней тычинок. Длина пыльников верхней и боковой тычинок достоверно различается у *V. dactyloides* и *V. incisa*. Связник, продолжающий тычиночную нить, продолговатый, с оранжевым придатком на верхушке. Пыльник прикреплен дорсальной стороной к связнику по всей длине. Поверхность пыльника голая, светло-коричневого цвета. Пыльцевое зерно округлое, желтое. Вскрываются пыльники в хазмогамных цветках интрорзно сверху вниз, крупные придатки связников плотно смыкаются друг с другом и сжимают столбик ниже рыльца, образуя полый конус, куда высыпается пыльца. В клейстогамных цветках пыльца прорастает в пыльниках, пыльцевые трубки разрывают стенку пыльника сверху, ближе к придатку связника, и проникают в рыльцевую полость.

Завязь конусовидная, трехгранная, ребристая, голая, одногнездная с многочисленными семяпочками (32—67) на париетальной плаценте,



Морфология хазмогамного (*А*) и клейстогамного (*Б*) цветков видов рода *Viola*.

1 — чашелистик, *2* — нижний непарный лепесток, *3* — шпорец, *4* — нектарник, *5* — пыльник, *6* — придаток связника тычинки, *7* — тычиночная нить, *8* — завязь, *9* — рыльце.

семязачатки анатропные. Число семяпочек в хазмогамном и клейстогамном цветках достоверно различается только у *V. incisa* (*t* = 3.21). Столбик верхушечный, коленчато изогнутый, верхушка столбика крючковидно изогнута с простым, полым, неправильной формы рыльцем на верхушке, направленным вперед и вниз. В хазмогамном цветке рыльце выступает из конуса и закрывает вход в цветок. Столбик изогнут в основании, вращается в зоне изгиба и вновь возвращается в исходное положение после посещения насекомыми. Движение столбика вызывает выделение капли слизи из отверстия рыльцевой полости, к которой прилипает пыльцевое зерно. В клейстогамном цветке столбик не суживается у завязи, как в хазмогамном цветке, а перегибается на 180°, так что рыльцевая полость лежит смежно с нижними тычинками и все рыльце закрыто пыльниками, что гарантирует опыление. У *V. alexandrowiana* и *V. dactyloides* столбик и рыльце светло-зеленого цвета, у *V. incisa* столбик светло-зеленого, а рыльце может быть светло-зеленого и фиолетового цветов, у *V. ircutiana* столбик фиолетового цвета, рыльце — светло-зеленого.

Только в хазмогамных цветках имеются нектарники, которые образуются на связнике. Нектарники крючковидно изогнуты, на концах немного утолщены, обычно полностью светло-зеленые, но у *V. ircutiana* у основания фиолетового цвета. Нектарники выходят в шпорец, образованный нижним лепестком. *V. incisa* и *V. ircutiana*, имеющие наиболее длинные нектарники, обладают сильным ароматом.

Многие авторы указывают на стерильность хазмогамных цветков у амфигамных видов (Дарвин, 1948; Ракова, 1992). Исследование фертильности пыльцы у клейстогамных цветков показало высокую долю проросших пыльцевых зерен у *V. alexandrowiana*, *V. dactyloides*, *V. incisa*. Фертильность пыльцы у хазмогамных цветков, собранных 23 V 1996, у *V. ircutiana* была выше (50.71 %) и достоверно отличалась от таковой клейстогамных цветков (35.03 %), собранных 21 VIII 1996 (*t* = 2.33). Промежуточные формы цветков никогда не образуют плодов.

T. C Minter, E. M. Lord (1983), опираясь на сравнительный биоморфологический анализ хазмогамных и клейстогамных цветков, предположили, что клейстогамия имеет наследственный характер. Клейстогамный цветок не является случаем задержки развития хазмогамного бутона под влиянием определенных факторов среды. Это

ТАБЛИЦА 2

Морфобиологическая характеристика андроцея хазмогамных и клейстогамных цветков видов рода *Viola*

Признак	Вид			
	V. alexandrowiana	*V. dactyloides*	*V. incisa*	*V. ircutiana*
Длина нижней тычинки, см				
X	0.34	0.39	0.36	—
K	0.23	0.30	0.19	0.16
t_1	7.78*	6.36*	12.02*	—
Длина верхней тычинки, см				
X	0.33	0.26	0.30	—
Длина боковой тычинки, см				
X	0.30	0.34	0.34	—
t_2	2.83*	0.89	0.00	—
t_3	2.83*	1.21	1.41	—
t_4	5.66*	4.02*	1.41	—
Длина пыльника нижней тычинки, см				
X	0.18	0.19	0.24	—
K	0.08	0.09	0.05	0.03
t_5	9.58*	7.07*	18.63*	—
Длина пыльника верхней тычинки, см				
X	0.15	0.16	0.22	—
Длина пыльника боковой тычинки, см				
X	0.16	0.17	0.22	—
t_6	0.68	0.71	2.87*	—
t_7	4.00*	1.41	2.12	—
t_8	2.87	2.12	1.41	—
Длина тычиночной нити нижней тычинки, см				
K	0.06	0.07	0.08	0.07
Доля проросших пыльцевых зерен, %				
K	74.42	81.76	52.42	35.03

Примечание. Тип цветка: X — хазмогамный, K — клейстогамный; «—» — нет данных; «*» — данные достоверно различаются; t — критерий достоверности разности между длиной: t_1 — нижних тычинок хазмогамного и клейстогамного цветков, t_2 — верхней и боковой тычинок хазмогамного цветка, t_3 — нижней и боковой тычинок хазмогамного цветка, t_4 — верхней и нижней тычинок хазмогамного цветка, t_5 — пыльников нижних тычинок хазмогамного и клейстогамного цветков, t_6 — пыльников верхней и боковой тычинок хазмогамного цветка, t_7 — пыльников нижней и боковой тычинок хазмогамного цветка, t_8 — пыльников верхней и нижней тычинок хазмогамного цветка (t = 2.03—2.37, при n = 7—38, p = = 0.95).

подтверждается морфологическим строением органов клейстогамного цветка, которые модифицированы специальным образом для обеспечения самоопыления и для защиты пыльцы; крючковидный столбик и рыльце сближены с пыльниками, удлинена тычиночная нить, пыльца прорастает внутри пыльника.

Поскольку центром происхождения рода *Viola* считают Южную и Центральную Америку, а центром видового разнообразия — Северную Америку, Восточную Азию и Средиземноморье (Серебрякова, Богомолова, 1984), вероятно, решающей причиной появления клейстогамии в роде *Viola* является отсутствие опылителей или пониженная их активность при неблагоприятных изменившихся климатических условиях вследствие естественного исторического развития (Дарвин, 1948; Фегри, Пэйл, 1982). К. Фегри и Л. ван дер Пэйл (1982) отмечали, что общее направление эволюции было связано с соединением опылителя и цветка, ведущим к тесным взаимосвязям и потенциальной уязвимости: если один из партнеров исчезает, то и другой тоже погибает, если не выработает компенсаторный механизм. Сочетание ксеногамии и автогамии привело к росту коэффициента размножения у редких сибирских видов рода *Viola*: повысился коэффициент завязывания семян, удлинился период плодоношения (с июня по октябрь). Таким образом, клейстогамия явилась необходимым компенсаторным механизмом.

W. Burck (цит. по: Uphof, 1938) предполагает, что клейстогамия появилась как мутация от хазмогамного вида. Можно предположить два принципиально различных пути появления клейстогамии в эволюционном аспекте. Во-первых, первичная адаптация закрепляется генетически, т. е. если ненаследственные фенотипические реакции на внешний раздражитель, как указывал И. И. Шмальгаузен (1938), возникшие на определенной стадии развития, ведут к повышению жизнеспособности данного организма в данной среде, то надежность ее реализации повышается при замене внешнего раздражителя внутренним (замена фенокопии генокопией). Во-вторых, у общих предков видов с клейстогамными цветками произошли дупликация кластерного генома и последующие его модификации, что привело к образованию альтернативного пути хазмогамному цветению — клейстогамного. Если такие изменения не мешали нормальной жизнедеятельности, то они могли не элиминироваться. Из опытных данных (Дарвин, 1948; Uphof, 1938; Donnelly, 1979; Lord, 1981) можно выделить факторы, индуцирующие клейстогамию: засуха, высокая влажность, затопление водой, низкая или высокая температура, глубокая тень, продолжительность фотопериода, скудное минеральное питание, механическое повреждение растений.

Результаты морфологического исследования цветков редких сибирских видов рода *Viola* подтверждают вывод D. W. Schemske (1978) о том, что появление клейстогамии позволило видам при в 2—3 раза меньшей затрате энергии на лепестки и андроцей гарантировать опыление и оплодотворение.

У исследованных видов *Viola* плодоношение клейстогамных цветков слабо зависит от климатических факторов благодаря специфическому строению цветка: плотно сомкнутые чашелистики защищают андроцей и гинецей от неблагоприятных абиотических и биотических факторов, а прорастание пыльцевых трубок непосредственно из пыльника в рыльцевую полость гарантирует оплодотворение. Однако при автогамии хотя и сохраняется возможность новых генных рекомбинаций и образования новых генотипов высокой селективной ценности, она уступает этим процессам при ксеногамии, и за энергетическую выгоду приходится платить утратой приспособленности, что будет резко ограничивать возможности растений заселять новые местообитания. При этом небольшие популяции автогамных видов, каковыми чаще всего являются популяции редких сибирских видов рода *Viola*, имеют меньшую генетическую изменчивость, чем ксеногамные. Является ли автогамия у рода *Viola* тупиком в развитии и предвещает ли деградацию и вымирание? Несомненно, что клейстогамия позволила древним видам рода *Viola* приспособиться к суровым условиям умеренного пояса и при низкой конкурентоспособности иметь репродуктивный успех за счет клейстогамного цветения и плодоношения в течение всего вегетационного сезона.

Заключение

Проведенные исследования показали, что все редкие сибирские виды *Viola* имеют 2 типа цветков — хазмогамные и клейстогамные, которые различаются по размеру, степени развития органов цветка и строению генеративных органов. Хазмогамное цветение наблюдается в мае и августе—сентябре, цветение и плодоношение клейстогамных цветков продолжается с июня до заморозков. Семенное размножение изученных видов поддерживается за счет клейстогамных цветков. Независимость клейстогамного цветения от опылителей и климатических условий, морфологическое строение репродуктивных органов, гарантирующих оплодотворение и защиту пыльцы и плода, позволили сохраниться редким сибирским видам рода *Viola* в исторически изменившихся климатических условиях. Клейстогамия является альтернативой хазмогамии и реализуется при неблагоприятных экологических условиях. В благоприятных условиях генетические возможности хазмогамных цветков перевешивают энергетическую невыгоду. Несомненно, что амфигамные виды являются эволюционно продвинутыми благодаря сочетанию автогамии и ксеногамии.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Берньe Ж., Кине Ж.-М., Сакс Р. Переход к репродуктивному развитию // Физиология цветения. М., 1985. Т. 2. С. 1—318.

Верещагина В. А. Цитоэмбриологическое изучение клейстогамии у роговника Хенке (*Ceratochloa haenkeana* C. Presl.) // Экология опыления. Пермь, 1976. С. 82—89.

Голубинский И. Н. Биология прорастания пыльцы. Киев, 1974. 368 с.

Дарвин Ч. Различные формы цветков // Соч. Т. 7. 1948. С. 231—251.

Зуев В. В. Семейство *Violaceae* // Флора Сибири. Новосибирск. 1996. Т. 10. С. 82—101.

Иванова М. М. Редкое растение Южной Сибири — фиалка иркутская // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. наук. 1988. Т. 14. № 2. С. 17—23.

Красная книга РСФСР: Растения. М., 1988. 434 с.

Красная книга СССР. М., 1984. Т. 2. 388 с.

Малышев Л. И., Пешкова Г. А. Нуждаются в охране — редкие и исчезающие растения Центральной Сибири. Новосибирск, 1979. 173 с.

Плохинский Н. А. Алгоритмы биометрии. М., 1980. 152 с.

Ракова М. В. Редкий вид фиалки *Viola hirtipes* S. Moore Южного Приморья // Охрана редких видов сосудистых растений советского Дальнего востока. Владивосток, 1985. С. 171—180.

Ракова М. В. Биология редких видов растений заповедника «Кедровая падь». Владивосток, 1992. 175 с.

Ревердатто В. В. Основные моменты развития послетретичной флоры средней Сибири // Сов. ботаника. 1940. № 2. С. 48—64.

Редкие и исчезающие растения Сибири. Новосибирск, 1980. 224 с.

Семенова Г. П. Итоги и проблемы интродукции редких и исчезающих видов флоры Сибири в Центральном сибирском ботаническом саду (1973—1992) // Экологические проблемы интродукции растений на современном этапе: вопросы, теория и практика: Матер. Междунар. науч. конф. Краснодар, 1993. Ч. 1. С. 95—98.

Серебрякова Т. И., Богомолова Т. В. Модели побегообразования и жизненные формы в роде *Viola* L // Бот. журн. 1984. Т. 69. № 6. С. 729—741.

Суходолец В. В. Модель эволюционных циклов // Успехи соврем. биологии. 1991. Т. 111. Вып. 4. С. 508—518.

Троицкий Н. Подземные цветы // Журн. Рус. бот. о-ва. 1925. Т. 10. № 3-4. С. 217—236.

Фегри К., ван дер Пэйл Л. Основы экологии опыления. М., 1982. 380 с.

Федоров А. А., Артюшенко З. Т. Атлас по описательной морфологии высших растений. Цветок. Л., 1975. 350 с.

Шмальгаузен И. И. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. М.-Л., 1938. 135 с.

Donnelly E. D. Selection for chasmogamy in *Sericeae Lespedeza* // Crop Science. 1979. Vol. 19. № 4. P. 528—531.

Lord E. M. Cleistogamy, a tool for the study of floral morphogenesis, function and evolution // Bot. Rev. 1981. Vol. 47. N 4. P. 421—449.

Mayers A. M., *Lord E. M.* Comparative flower development in the cleistogamous species *Viola odorata*. 1. A growth rate study // Amer. J. Bot. 1983. Vol. 70. N 10. P. 1548—1555.

Minter C., *Lord E. M.* A comparison of cleistogamous and chasmogamous floral development in *Collonia grandiflora* Dougl. ex Lindl. (*Polemoniaceae*) // Amer. J. Bot. 1983. Vol. 70. N 10. P. 1499—1508.

Schemske D. W. Evolution of reproductive characteristics in *Impatiens* (*Balsaminaceae*): the significance of cleistogamy and chasmogamy // Ecology. 1978. Vol. 59. P. 596—613.

Uphof J. C. Th. Cleistogamic flowers // Bot. Rev. 1938. Vol. 1. N 4. P 21—49.

Центральный сибирский
ботанический сад СО РАН
Новосибирск

Получено 21 II 1997

SUMMARY

All species studied have two types of flowers, chasmogamous and cleistogamous, which differ in the size, the degree of the development of the flower parts and in the wider sense the structure of the generative organs. The cleistogamy allowed the rare Siberian species of *Viola* to survive in the extreme climatic conditions of Siberia, where seed reproduction from cleistogamous flowers prevails.

УДК 581.543

Бот. журн., 1998 г., т. 83, № 6

© А. А. Минин

ИЗМЕНЕНИЯ В СРОКАХ НАСТУПЛЕНИЯ НЕКОТОРЫХ ФЕНОЛОГИЧЕСКИХ ЯВЛЕНИЙ У ДЕРЕВЬЕВ НА РУССКОЙ РАВНИНЕ ЗА ПОСЛЕДНИЕ 30 ЛЕТ

A. A. MININ. CHANGES IN THE TIME OF SETTING IN SOME PHENOLOGICAL PHENOMENA IN TREES GROWING ON THE RUSSIAN PLAIN FOR THE LAST 30 YEARS

На основании анализа многолетних данных выявлены пространственно-временны́е особенности наступления таких фенологических явлений, как развертывание первых листьев и окончание листопада у *Betula pendula*, зацветание *Padus avium* на Русской равнине, в сопоставлении с динамикой некоторых климатических величин. Показано, что, в целом отражая глобальную тенденцию потепления климата, происходящие фенологические изменения в живой природе имеют определенную специфику.

Внутри- и межгодовая динамика состояния абиотических и биотических компонентов биосферы тесно связана с изменениями и колебаниями климата. Наблюдаемое потепление климата Северного полушария в текущем столетии, особенно ярко проявляющееся с середины 1960-х годов (Кондратьев, 1993; Trends' 93..., 1994), определенным образом отражается на смещениях (в сторону более ранних весной и поздних — осенью) сроков наступления различных сезонных процессов и явлений: начала ледохода и установления ледового покрова на реках; образования устойчивого снежного покрова (и на динамике его толщины); переходах средней суточной температуры воздуха через пороговые значения (Мещерская и др., 1995; Мирвис и др., 1996; Солдатова, 1996).

Даты начала фенологических явлений (в живой природе) в многолетнем аспекте также, с одной стороны, отражают тенденции изменений климата, а с другой — служат важной характеристикой многолетних изменений в состоянии и функционировании экосистем. Цель настоящей работы — анализ тенденций изменений сроков развертывания первых листьев и окончания листопада у *Betula pendula* Roth, зацветания у черемухи обыкновенной *Padus avium* Mill. на Русской равнине за период 1966—1995 гг.

Материал и методика

В качестве исходных послужили материалы фенологических наблюдений в 49 пунктах из архивов Русского географического общества и календарей природы за разные годы (Минин, 1995). Из рядов разной продолжительности за начальный год выбрали середину 1960-х годов, так как с этого времени начинается период современного потепления: в глобальном масштабе — на 0.5 °С с 1966 по 1993 г.; в Северном полушарии за период 1970—1993 гг. наблюдается потепление на 0.6°С, при этом 1980-е годы — наиболее теплые за весь период инструментальных наблюдений, а 1995 г. — рекордный (Another record-breaker, 1996; Trends' 93..., 1994). Очевидно, что тренды за такой сравнительно короткий отрезок времени нельзя экстраполировать на более длительный период. Однако они представляют интерес именно в качестве оценки ответной реакции биоты крупного региона на наблюдаемые значительные климатические флуктуации в пределах относительно короткого исторического интервала.

Обработку временны́х рядов проводили в пакете «Мезозавр» на PC (Кузнецов, Халилеев, 1989; Пузаченко, 1995) с анализом трендов и циклических составляющих. Расчет интересующих значений проводили по формуле линейного тренда

$$T(t) = A \cdot t + B,$$

где $t = 1$ в 1-й год наблюдений. По величине линейного тренда рассчитывали разность между датами наступления рассматриваемых явлений между 1995 и 1966 гг. с соответствующим знаком.

Результаты и обсуждение

Начало облиствения березы и зацветание черемухи относятся к «разгару весны» и происходят в природе с разницей около 10 дней в период устойчивого перехода средней суточной температуры воздуха через 10 °С (Минин, 1991б, 1995). Период между началом развертывания листьев и окончанием листопада у березы в целом можно рассматривать как вегетационный не только для березы, но и для подавляющего большинства видов растений умеренных широт.

Анализ тенденций изменений сроков появления первых листьев у березы (см. рисунок, *1*) свидетельствует о том, что нет повсеместного однозначного подтверждения соответствующей реакции у данного вида (установления более ранних сроков) на глобальное потепление климата. В северной части региона действительно сдвиг значителен и составляет –5— –10 дней и более (тренды в основном статистически достоверны в 95 %-ном доверительном интервале). В то же время на юго-западе образуется область хорошо выраженных положительных трендов, а в центре региона располагается малоградиентное поле со значениями 0 ± 5 дней.

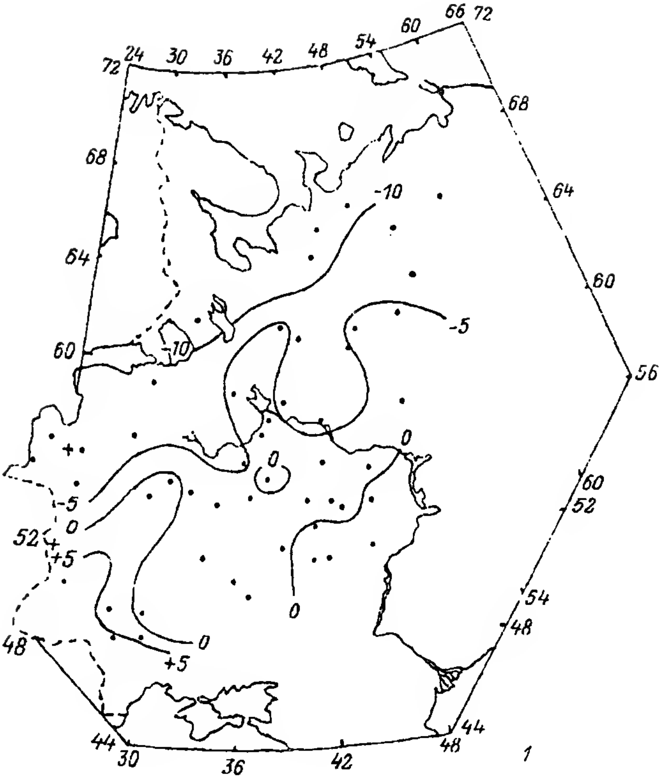
Однако происходящее на несколько дней позже зацветание черемухи характеризуется в целом более определенными отрицательными трендами (см. рисунок, *2*). Особенно ярко эта тенденция проявляется опять же на севере и северо-западе Русской равнины, где величины сдвигов дат зацветания составляют –10— –15 дней и выше по абсолютным значениям. На юго-западе также формируется область слабо выраженных положительных трендов, а в центре — слабо выраженных отрицательных. В целом поля изолиний величин трендов сроков наступления двух рассматриваемых весенних явлений достаточно близки, что свидетельствует об общем факторе, формирующем эти тенденции. Очевидно, что этим фактором могут являться направленные изменения метеорологических условий весенних месяцев в сторону их потепления.

Близким по смыслу и по срокам к рассматриваемым явлениям климатическим показателем служит устойчивый переход средней суточной температуры воздуха весной через 10 °С. Однако в структурах полей значений параметров, представленных в настоящей статье, нет полного совпадения с расположением изолиний величин коэффициента *А* уравнения линейного тренда для рядов дат устойчивого перехода средней суточной температуры воздуха весной через 10 °С, представленных В. М. Мирвис с соавт. (1996). Мирвис с соавт. (1996) отмечают, что наиболее значимые сдвиги характерны для перехода температуры через 0 °С по сравнению с переходами через 5 и 10 °С (тогда как в нашем случае они более значительны для фазы зацветания черемухи, происходящей позднее появления первых листьев у березы), а проявляются они наиболее ярко в полосе, протянувшейся с запада и северо-запада через центральную часть Русской равнины (у нас центральные районы характеризуются сравнительно небольшими изменениями в сроках наступления фенофаз). Кроме того, анализ трендов дат зацветания черемухи по отдельным пунктам (Вологда, Вятка, Нерехта, Кинешма) с длинными рядами (более 50 лет) показал, что величина *А* за длительный период для одной и той же станции меньше по абсолютным значениям, чем за последний рассматриваемый отрезок времени, а тренды не являются статистически достоверными.

Таким образом, при наличии общих совпадающих тенденций в изменениях сроков наступления весенних абиотических и биотических явлений (установление более ранних дат) наблюдаются специфические региональные и внутригодовые различия. Они могут быть обусловлены биологическими особенностями прохождения фенологических фаз растениями (сроками их начала и окончания, продолжительностью и характером прохождения) (Минин, 1991 а, б). Если в северных и северо-западных районах региона возможно существенное увеличение продолжительности вегетационного периода растений (на 10—15 сут) за счет длинного холодного сезона, то в центральных, восточных и юго-восточных районах физиологическая потребность у растений в достаточно длительном периоде зимнего покоя, вероятно, ослабляет тенденцию к установлению более ранних сроков начала весенних фаз вегетации у березы и черемухи.

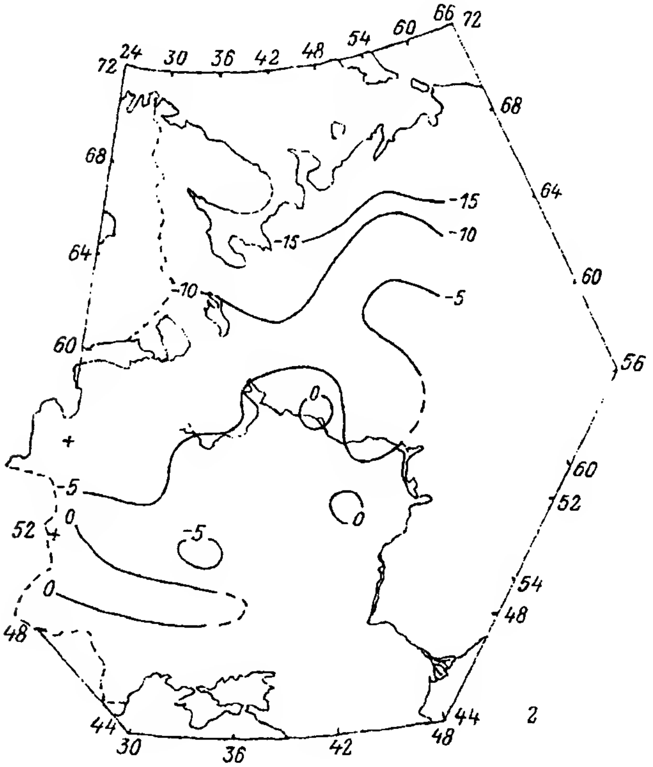
Кроме того, как показывает опыт 1996 г., раннее начало вегетации деревьев и кустарников на значительной части региона, продолжительный теплый период (особенно осень) обусловили массовое вторичное наступление в конце октября—начале ноября фенофазы набухания и даже начала распускания почек. Очевидно, что под влиянием морозов большинство их погибнет, что негативно отразится на развитии деревьев и кустарников в 1997 г., в том числе проявится, вероятно, и в запаздывании сроков начала весенних фенофаз. Можно предположить, что именно такой «контролирующий» механизм действует в направлении ослабления тенденции установления более ранних сроков начала вегетации у растений в некоторых районах в период потепления климата. Функционирование абиотических объектов и систем лишено воздействия подобных контролирующих механизмов и более жестко связано с климатом, что и объясняет сравнительно сильные изменения в сроках начала, например, ледохода или ледостава на реках (Солдатова, 1996).

Изменения сроков окончания листопада у березы за тот же период позволяют существенно дополнить картину наблюдаемых изменений в природе Русской равнины (см. рисунок, *3*). Сразу обращают на себя внимание преобладание положительных трендов на севере и юго-западе региона и наличие отрицательных в районах верхней и средней Волги. Суммируя данные рис. *1* и *3*, можно сделать вывод о том, что за последние 30 лет в зонах северной и средней тайги, в Прибалтике наблюдались ярко выраженные и статистически достоверные изменения в сторону увеличения продолжительности периода вегетации на 10—20 дней за счет установления как более ранних весенних, так и близких по абсолютным значениям (кроме зоны северной тайги и лесотундры) поздних осенних сроков наступления фенологических фаз (в центральных районах аналогичная тенденция выражена значительно слабее). В Карпатах период вегетации при некотором возрастании продолжительности сдвинулся в сторону осени.



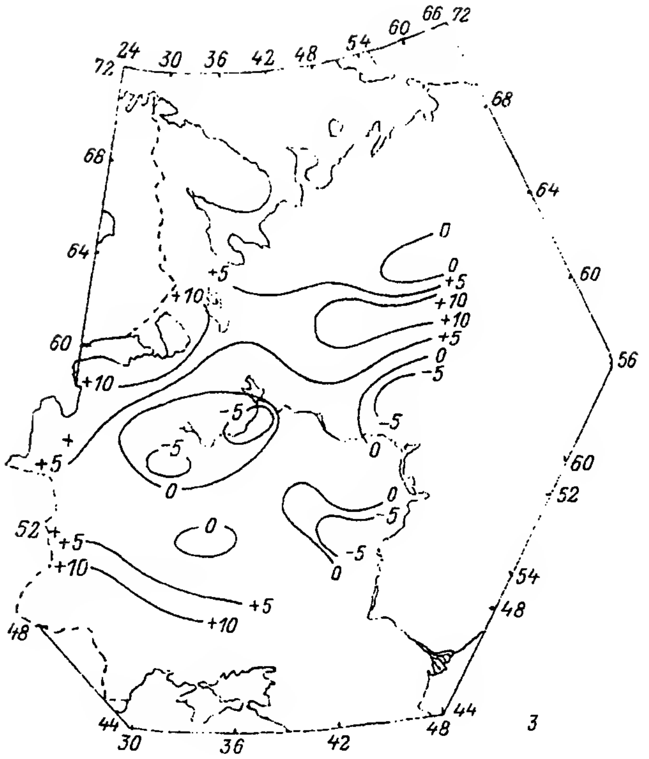
66
72
60
54
48
42
36
30
24
72
68
68
64
64
60
60
56
60
52
52
54
48
48
44
44
30
36
42
48
-10
-10
-5
0
0
0
-5
0
+5
0
+5
+

1



66
72
60
54
48
42
36
30
24
72
68
68
64
64
60
60
56
60
52
52
54
48
48
44
44
30
36
42
48
-15
-15
-10
-10
-5
0
-5
0
0
-5
0
+

2



Изменения (в днях) дат наступления фенологических фаз за период 1966—1995 гг. по уравнению линейного тренда.

Фазы: *1* — развертывания первых листьев у *Betula pendula*; *2* — зацветания *Padus avium*; *3* — окончания листопада у *Betula pendula*. Точками показано расположение пунктов наблюдений.

Интересны районы верхней Волги, где период вегетации при сохранении практически неизменной продолжительности сместился в сторону весны, а также территории Тамбовской и Пензенской областей, где проявились слабые тенденции сокращения продолжительности вегетационного периода.

При рассмотрении многолетних рядов значений природных характеристик закономерен интерес к поиску циклических составляющих. Обработка данных по датам наступления трех фенологических явлений с помощью модели Бокса—Дженкинса показала, что практически для всех рядов, за единичными исключениями, распределение остатков характеризуется как «белый шум», т. е. процесс является чисто случайным.

Заключение

Анализ тенденций изменений в сроках наступления весенних и осенних фенологических явлений в живой природе Русской равнины за последние 30 лет показал, что в целом они отражают происходящие изменения климата в сторону его потепления: устанавливаются более ранние весенние и более поздние осенние сроки, увеличивается продолжительность периода вегетации. Однако в тенденциях изменений дат наступления абиотических и биотических явлений существуют как региональные, так и временны́е различия. Они обусловлены, очевидно, действием биологических механизмов приспособлений растений к внешним изменениям и нейтрализации возможных негативных последствий для них в условиях потепления климата.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект 96-05-65049).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Кондратьев К. Я. Новое в оценках изменения глобального климата // Известия РГО. 1993. Т. 123. Вып. 4. С. 1—11.

Кузнецов С. А., Халилеев А. Мезозавр. Система анализа временны́х рядов. М., 1989.

Мещерская А. В., Белянкина И. Г., Голод М. П. Мониторинг толщины снежного покрова в основной зернопроизводящей зоне бывшего СССР за период инструментальных наблюдений // Известия РАН. Сер. географическая. 1995. № 4. С. 101—110.

Минин А. А. Фенологические природные явления на Русской равнине: анализ пространственно-временно́й изменчивости // Известия ВГО. 1991а. Т. 123. Вып. 5. С. 409—418.

Минин А. А. Климат и экосистемы суши: взаимосвязи и пространственно-временна́я изменчивость состояний. М., 1991б. 172 с. (ВИНИТИ. Итоги науки и техники. Сер. метеорол. и климатол. Т. 19).

Минин А. А. Опыт относительного составления календаря природы Русской равнины // Лесоведение. 1995. № 1. С. 92—94.

Мирвис В. М., Гусева И. П., Мещерская А. В. Тенденции изменения временны́х границ теплого и вегетационного сезонов на территории бывшего СССР за длительный период // Метеорология и гидрология. 1996. № 9. С. 106—116.

Пузаченко Ю. Г. Методологические основы измерения сложности ландшафта // Известия РАН. Сер. географическая. 1995. № 4. С. 30—50.

Солдатова И. И. О сроках ледовых явлений на реках в условиях современного климата // Метеорология и гидрология. 1996. № 4. С. 87—94.

Another record-breaker // Tiempo. March 1996. Issue 19. P. 24—25.

Trends' 93: a compendium of data on global change // Ed. by T. A. Boden, D. P. Kaiser. R. J. Sepanski, F. W. Stoss. Oak Ridge, USA, 1994. 983 p.

Институт глобального
климата и экологии
Росгидромета и РАН
Москва

Получено 16 I 1997

SUMMARY

On the basis of long-term data, spacial-temporal patterns of setting in such phenological phenomena as unrolling of first leaves and the end of leaf-fall in *Betula pendula* Roth, setting in flowering in *Padus avium* Mill. on the Russian plain in relation to the dynamics of some climatic characters are revealed. It is shown that the phenological changes in wild nature as a whole reflect a global tendency of climate to get warmer. However, phenological changes have their own specific features.

УДК 582.751.2(571.1/.5)

Бот. журн., 1998 г., т. 83, № 6

© А. С. Ревушкин, А. И. Пяк

ERODIUM TIBETANUM (*GERANIACEAE*) В СИБИРИ

A. S. REVUSHKIN, A. I. PYAK. *ERODIUM TIBETANUM* (*GERANIACEAE*) IN SIBERIA

Приведены данные о современном распространении, экологии и биологии *Erodium tibetanum* в Сибири. Высказаны предположения о реликтовом характере алтайского участка ареала.

Erodium tibetanum Edgew. — центральноазиатский вид, широко распространенный в опустыненных районах Монголии, где он растет по сухим щебнистым и каменистым шлейфам, песчано-галечниковым днищам сайров, галечниковым пусты-

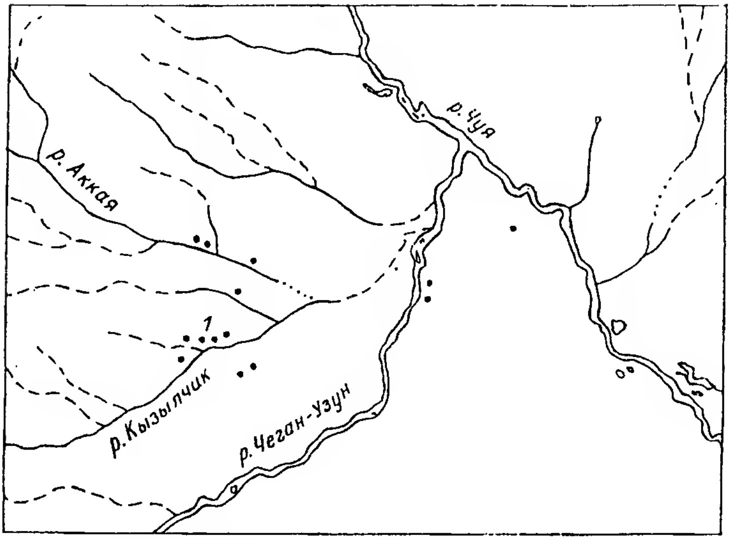


Рис. 1. Распространение *Erodium tibetanum* в Юго-Восточном Алтае.

1 — популяция, в которой проводилось изучение возрастной структуры (гербарный образец передан в LE).

ням, скалам. Кроме этого, вид встречается на смежных территориях в Тибете, Индии и на Памире (Введенский, 1949; Грубов, 1982; Губанов, 1996).

На территории Сибири вид впервые был собран в 1989 г. А. С. Ревушкиным и А. А. Зверевым в Юго-Восточном Алтае на скальных обнажениях пестроцветных мел—палеогеновых кор выветривания в устье р. Чеган-Узун. Попытка объяснения формирования изолированного алтайского фрагмента ареала *E. tibetanum*, значительно оторванного от основного своего участка, и приуроченность вида к редкому экотопу обусловили проведение этих исследований.

Материал и методика

Наблюдения по экологии вида проводились в 1990, 1995 и 1996 гг. С целью изучения его биологических особенностей и фитоценотических связей было предпринято сплошное обследование возможной территории произрастания *E. tibetanum* с регистрацией всех местонахождений и нанесением их на крупномасштабную карту района, сделано 19 геоботанических описаний сообществ с участием *E. tibetanum*. Особое внимание уделялось подробной характеристике экотопа и особенностям биологии вида. Возрастную структуру популяции *E. tibetanum* определяли в наибольшей по площади ценопопуляции, расположенной на левом берегу ручья Кызылчик (рис. 1). Учет проводили на 30 пробных площадках размером 0.25 м^2 каждая, заложенных регулярным методом по высотному градиенту (т. е. ценопопуляция была пересечена снизу вверх в своей центральной части). Для определения максимальной продолжительности жизни отдельных особей *E. tibetanum* отобрали 10 наиболее старых и развитых растений, камеральную обработку которых проводили традиционными анатомо-морфологическими методами (Работнов, 1960).

Результаты и их обсуждение

Современное распространение *E. tibetanum* в Юго-Восточном Алтае ограничивается пустынно-степными районами бассейна нижнего течения р. Чеган-Узун и его притоков Кызылчик и Аккая. Точечный ареал, составленный по результатам полевых исследований, показывает только общий характер распространения *E. tibetanum* в данном районе, т. е. каждая точка не обязательно отражает отдельную популяцию, а может включать в себя от 1 до 5 относительно обособленных популяций *E. tibetanum*, расположенных недалеко друг от друга (рис. 1).

Климат в районе семиаридный. Средняя годовая температура –6.6 °C. Общее годовое количество осадков в среднем около 100 мм. Распределение осадков по сезонам неравномерное, с резко выраженным максимумом в конце лета (Куминова, 1960). Наблюдения *E. tibetanum* проводили в годы, резко различающиеся по количеству летних осадков. В 1996 г. в летнее время сильные дожди были почти каждый день, в то время как в остальные годы лето было жарким и сухим.

Область распространения *E. tibetanum* на Алтае отличается от других районов Юго-Восточного Алтая по характеру субстрата. Здесь широко распространены специфические почвенные образования, связанные с обнажениями мел—палеогеновых кор выветривания. Пестроцветные толщи этих обнажений придают особый колорит ландшафту и определяют своеобразие растительного покрова.

Растительность нижних поясов представлена преимущественно петрофитными вариантами настоящих и опустыненных степей. Своеобразны и очень характерны для этого района полупустынные сообщества полукустарников (*Anabasis brevifolia* C. A. Mey., *Chenopodium frutescens* C. A. Mey. и др.) на соленосных пестроцветных отложениях. По берегам рек, на галечниках развиты ивово-тополевые сообщества с пестрым составом трав и кустарников разной экологии. В мезопонижениях нередки солончаковые луга с пятнами галофитной растительности. На склонах в сочетании с петрофитными степями нередки заросли кустарников (*Caragana bungei* Ledeb., *Atraphaxis pungens* (Bieb.) Jaub. et Spach, *Caragana splendens* Schischk. ex K. Sobol. и др.). На крутых каменистых склонах широко представлены разнообразные группировки петрофитов. Высокогорная растительность, появляющаяся на высотах более 2500 м над ур. м., представлена кобрезиевыми пустошами, фрагментами дриадовых и травянисто-лишайниковых тундр и сообществами петрофитов.

Фитоценозы с участием *Erodium tibetanum* отличаются низким проективным покрытием (1—3 %, редко до 10 %). Взаимодействие растений в таких условиях, видимо, несущественно, но видовой состав их тем не менее отличается достаточно высоким постоянством. Если отбросить случайные виды, встреченные в описаниях 1—2 раза, флористический комплекс этих местообитаний составляют всего 26 видов (см. таблицу). Анализ встречаемости отдельных видов показывает, что многие из них являются характерными для этих группировок (встречаемость их более 50 %). Примечательно, что в группе характерных видов большинство составляют центральноазиатские растения. Многие из них имеют ареал, охватывающий полукольцом по горным системам аридные районы Монголии и Китая, или представлены эндемичными видами Северо-Западной Монголии (*Atraphaxis pungens*, *Caragana splendens*, *Astragalus dilutus* и др.). Исследование флоры района в целом показывает значительное участие центральноазиатских видов и в сложении растительного покрова других высотных поясов, что свидетельствует о хорошо выраженных флористических связях Юго-Восточного Алтая и Центральной Азии.

Многочисленные наблюдения над алтайскими популяциями *Erodium tibetanum*, проведенные непосредственно в местах их естественного произрастания, позволяют дополнить диагноз вида, приводимый во «Флоре СССР» и в «Определителе сосудистых растений Монголии». А. И. Введенский (1949) и В. И. Грубов (1982) указывают окраску лепестков как сиреневую со знаком (?). У алтайских растений *E. tibetanum* лепестки белого цвета с едва заметным сиреневато-розовым оттенком на наружной стороне, несколько усиливающимся при старении и высушивании. Длина носика плода алтайских растений достигает 20 мм (в диагнозе А. И. Введенского отмечается длина до 15 мм).

Журавельник тибетский в Юго-Восточном Алтае является крайне стенотопным видом, предъявляющим очень жесткие требования к условиям произрастания. Вид встречается почти исключительно на склонах южной (или близких к южной)

Сводная таблица геоботанических описаний сообществ
с участием *Erodium tibetanum*

Вид	Сообщества																		
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
Erodium tibetanum	3	2	3	2	3	2	1	1	2	2	2	1	1	1	2	2	2	3	1
Atraphaxis pungens	2	2	2	2	1	1	2	2	1	1	1	1	1	1			2	1	
Schizonepeta annua	3	3	2		3	1	1	1		1	1	1	1	1		1		1	
Caragana pygmaea		2	2				2	2	1	1	1	1	1	2			1		1
Gypsophila patrinii	3	3	1		2	1		1		1	1	1			2	1			
Astragalus dilutus	1	2		2	1	1		1	1	2		1			2	1			
Ceratoides papposa	2	1	2			1	2			1	1	1	1	1			2		
Stipa orientalis						1	1	1		1		1		2	1	1	1		2
Artemisia rutifolia	2	3				1					1	1			1	1	1		
Stipa glareosa		2	3						2	1	1				1	1		1	
Zygophyllum pinnatum							2	1	1	2	1		2				1		
Ptilotrichum canescens		3	3			2		1	2	2		1							
Ephedra monosperma	2	2			1	2		1			1								
Chenopodium frutescens	2				1						1	1					1	2	
Oxytropis tragacanthoides		1	1	2	1				1							1			
Stellaria dichotoma			2			1		1	1	2								1	
Anabasis brevifolia	2				1	2					1							3	
Vicia costata	1				1							1	1	1					
Youngia tenuifolia			3	2					1	1					1				
Panzeria canescens											1	1	1	1					1
Ephedra dahurica			2			1			1		1				1				
Euphorbia tshuiensis			2	3					1							1			
Dracocephalum peregrinum		1										1	1	1					
Caragana bungei		2											1	1	1				
Oxytropis pumila									1						1	1	1		
Convolvulus ammanii														3			3		3

Примечание. Численность и проективное покрытие особей растений даны по глазомерной оценке в баллах шкалы Гульта—Друде (по: Реймерс, 1990).

экспозиции в пределах высот от 1750 до 1900 м над ур. м. Одно из обязательных условий — сильно эродированный, но относительно устойчивый мелкощебнисто-песчано-глинистый субстрат, сложенный в основном продуктами выветривания, образовавшимися на этом месте. Такие условия создаются на участках, где отсутствует или весьма ограничен снос разрушенного материала сверху, т. е. на пригребневых частях склонов с незначительным (от 5 до 15—20°) уклоном. Реже аналогичные условия могут складываться на более пологих сильно эродированных склонах, покрытых достаточно мощным рыхлым мелкощебнисто-песчаным чехлом. Вследствие различной устойчивости пластов к выветриванию на таких склонах могут образовываться незначительно возвышающиеся, слаборазрушенные участки со скалистым субстратом, подходящие для поселения *E. tibetanum*.

Старые особи журавельника в возрасте от 2 лет и более встречаются исключительно на описанных экотопах. Молодые экземпляры *E. tibetanum* (т. е. 1-го года жизни) изредка могут встречаться и на окружающих участках с более рыхлым субстратом. Отсутствие рядом с ними старых особей позволяет предполагать, что во влажные годы, наблюдающиеся в этих местах очень редко, вид может успешно развиваться и на более подвижных и рыхлых осыпях, но в последующем полностью выпадает из этих местообитаний.

Для *E. tibetanum* характерно отсутствие четкого сезонного ритма развития, что также свойственно большинству центральноазиатских пустынных и пустынно-степных видов. Рост и развитие особей напрямую зависят от складывающихся погодных условий и могут сильно различаться по годам.

В неблагоприятные годы (1989, 1990, 1995) к концу июля уже практически прекращалось развитие растений. Старые растения имели примерно 30—50 полностью развитых листьев при диаметре розетки около 5—7 см. В необычно влажном 1996 г. в эти же сроки жизненность хорошо развитых особей была заметно выше. Розетки отдельных экземпляров достигали 25 см в диам. и имели более 250—300 полностью развитых листьев. В августе интенсивное развитие особей продолжалось, и не было никаких признаков угасания.

Размножается *E. tibetanum* только семенным путем. Семенная продуктивность зависит от длительности благоприятного для развития растения периода, поскольку цветоносы образуются в пазухе каждого нового листа розетки. Таким образом, семенная продуктивность непосредственно связана со степенью развития особи.

Изучение содержания семян в субстрате показало, что бóльшая часть их осыпается и задерживается в непосредственной близости от материнской особи. Массовое семенное возобновление наблюдалось только в 1996 г. Всходы у *E. tibetanum* появляются очень недружно, и появление их сильно растянуто во времени. Цветение и плодоношение может происходить в 1-й год жизни. Количественный учет особей 1-го года жизни разных возрастных состояний в популяциях показал, что наряду с растениями, достигшими генеративной стадии, постоянно встречаются только что появившиеся всходы. Это показывает, что развитие *E. tibetanum* происходит очень быстро. Учитывая особенности климата данного региона, можно утверждать, что продолжительность развития журавельника тибетского от стадии проростка до зацветания составляет примерно 40—60 дней. Общее число растений 1-го года жизни в 22.4 раза превышает количество старых особей (возраста 2 года и более) (рис. 2). В неблагоприятные годы всходы журавельника не появляются совсем или бóльшая часть их погибает. Растянутый во времени период появления всходов и быстрое развитие растения в благоприятные годы можно рассматривать как приспособление к крайне нестабильному режиму увлажнения как в течение вегетационного периода, так и по годам. Это позволяет виду в благоприятные годы быстро увеличивать численность популяций и жизненность особей.

Максимальная продолжительность жизни *E. tibetanum*, вычисленная по анатомическим срезам корня и по остаткам черешков листьев и листовых рубцов на побеге, равна 8—10 годам.

Расселения вида на другие территории и расширения ареала, вероятно, не происходит. Несмотря на то что в 1996 г. было огромное количество всходов, наблюдались лишь единичные случаи появления молодых растений на соседних участках, удаленных на 10—20 м от старых особей. Основная масса всхо-

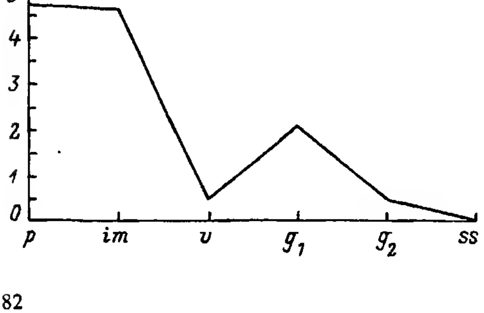


Рис. 2. Возрастная структура популяции *Erodium tibetanum* в Юго-Восточном Алтае.

По оси ординат — число особей (в среднем), шт.; по оси абсцисс — возрастные состояния: *p* — проростки, *im* — имматурные особи, *v* — виргинильные особи, g_1 — молодые генеративные особи 1-го года жизни, g_2 — старые генеративные особи (возраст 2 года и более), *ss* — субсенильные особи.

дов была сосредоточена в радиусе 2—3 м от материнской особи. Теоретически успешное расселение *E. tibetanum* в современных условиях Юго-Восточного Алтая возможно и на бóльшие расстояния, если сложатся очень благоприятные условия вегетационного периода в течение нескольких лет подряд.

Таким образом, *E. tibetanum* может долго сохраняться на специфических экотопах, при этом сильно сокращается его численность, но постоянно сохраняется возможность ее быстрого увеличения в благоприятные годы, что мы и наблюдали летом 1996 г.

Современное распространение *E. tibetanum* в Юго-Восточном Алтае представляет собой реликтовое явление. Наблюдения авторов над этим видом в более южных и низкогорных районах Западной Монголии показывают, что при лучшей теплообеспеченности территории он успешно осваивает любые петрофитные местообитания вплоть до галечников. Это позволяет предполагать, что в более теплые периоды (например, в последнее межледниковье) *E. tibetanum* был распространен гораздо шире. Алтайский участок ареала в бассейне р. Чеган-Узун соединялся с монгольским участком ареала. Позднее, при наступлении очередного периода похолодания, вид исчез на промежуточной территории, сохранившись в своеобразном рефугиуме — нижнем течении р. Чеган-Узун. Сохранение здесь вида стало возможным благодаря наличию специфичных местообитаний, обособленному положению горного массива по отношению к основным хребтам Юго-Восточного Алтая, отсутствию оледенения на этом горном массиве. *E. tibetanum* и ряд других центральноазиатских видов, найденных на этой территории (*Anabasis brevifolia, Chenopodium frutescens, Caragana bungei, Peucedanum hystrix* Bunge и др.), составляют группу пустынно-степных реликтов флоры Горного Алтая, свидетельствующих о существовании в прошлом на этой территории пустынно-степной флоры, сходной с современными флорами Западной Монголии.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Введенский А. И. Род *Erodium* // Флора СССР. М.; Л., 1949. Т. 15. С. 63—72.

Грубов В. И. Определитель сосудистых растений Монголии. Л., 1982. 443 с.

Губанов И. А. Конспект флоры Внешней Монголии (сосудистые растения). М., 1996. 136 с.

Куминова А. В. Растительный покров Алтая. Новосибирск, 1960. 450 с.

Работнов Т. А. Методы определения возраста и длительности жизни у травянистых растений // Полевая геоботаника. М.; Л., 1960. Т. 2. С. 249—262.

Реймерс Н. Ф. Природопользование: Словарь-справочник. М., 1990. 637 с.

Томский государственный университет

Получено 29 XI 1996

SUMMARY

Erodium tibetanum Edgew., newly found for Siberia, is located in restricted area in lower flow Chagan-Uzun river and its left tributaries (South-Eastern Altai). It has very narrow ecological amplitude and grows on the rocky exposures of many-coloured chalk-palaeogenic crusts of weathering. The investigation of the peculiarities of reproduction of *Erodium tibetanum* points to its relict character which is explained by the earlier existence of the direct connections between South-Eastern Altai and desert-steppe valleys of Central Asia.

УДК 581.526(571.1)

Бот. журн., 1998 г., т. 83, № 6

© Е. С. Овечкина, Ю. В. Титов

ТРАВЯНАЯ РАСТИТЕЛЬНОСТЬ ПОЙМЫ РЕКИ ВАХ (ЗАПАДНАЯ СИБИРЬ)

E. S. OVECHKINA, Yu. V. TITOV. HERBACEOUS VEGETATION OF THE FLOOD PLAIN OF THE VAKH RIVER (WEST SIBERIA)

Приведены материалы по травяной растительности поймы р. Вах. Выделено и охарактеризовано 8 ассоциаций, развивающихся на дерновых, луговых и лугово-болотных почвах. Установлено относительное их распространение в пойме.

Р. Вах — правый приток Оби протяженностью около 1100 км — течет в широтном направлении примерно по 61-й параллели. Согласно геоботаническому районированию, по р. Вах проходит граница северной и средней подзон тайги. Верховья р. Вах относятся к Приенисейской геоботанической провинции, основная часть бассейна реки — к Обь-Иртышской провинции.

Почвенно-растительный покров бассейна и поймы р. Вах изучен крайне слабо. Имеются фрагментарные сведения о лесной растительности (Лобачев, 1934) и почвах (Овчинников, 1977). В последние годы более детально были изучены кедровые леса в бассейне р. Вах (Гребенюк, Тарасов, 1966). По имеющимся в литературе сведениям и данным последнего лесоустройства (1991 г.), основная территория бассейна реки занята верховыми болотами грядово-мочажинного типа, лесистых территорий менее 40 %, при этом более половины лесов сосредоточено в поймах рек и на I—II надпойменных террасах, выходящих к рекам. В верховьях реки на склоновых поверхностях Вах-Кетской и Верхне-Тазовской возвышенностей преобладают сосняки лишайниково-зеленомошные, лиственничники и ельники зеленомошной группы типов леса. На территории Вахской низменности плакорные местообитания заняты болотами, возвышенные — елово-кедровыми и сосновыми лесами черничными и кустарничково-сфагновыми.

Растительный покров поймы существенно изменяется по течению реки: в верхнем течении пойма лесная, преобладают елово-кедровые зеленомошные леса с участием пихты и лиственницы сибирской; в среднем и нижнем течении увеличиваются площади лугово-болотной и болотной растительности, в лесных сообществах лиственница заменяется сосной, увеличиваются площади сосняков зеленомошной и сфагновой групп типов леса и осиново-березовых лесов. Площади темнохвойных лесов уменьшаются. Много гарей и послепожарных молодняков березы пушистой.

Цель настоящей работы — охарактеризовать травяную растительность поймы р. Вах.

Материал и методика

Сбор материала проводили в течение 3 полевых сезонов, в 1994—1996 гг., в процессе геоботанического обследования поймы р. Вах от верховий до устья (были исследованы все генетические зоны поймы и надпойменные террасы, выходящие к реке). Характеристику травяной растительности поймы выполнили на основе 98 геоботанических описаний, сделанных на площадках 10 × 10 м, и 60 почвенных прикопок. Строение поймы и почвенно-растительный покров изучали на пойменных массивах, с обязательным обследованием всех участков, различающихся по аллювиальности, поемности и гранулометрическому составу аллювия. Границы поймы и контуры обобщенных выделов определяли с помощью топокарт м. 1 : 100 000. Названия видов в статье даны по сводке С. К. Черепанова (1981).

Ландшафтная характеристика бассейна и поймы р. Вах

Средняя скорость течения р. Вах — 2—4 км/ч. Перепады высот от истоков до устья — 170—32 м над ур. м. Ширина русла в верхнем течении — 10—15 м, в среднем — 200—300, в нижнем — до 500 м.

Бассейн реки (около 70 тыс. км^2) ограничен с севера Верхне-Тазовской возвышенностью, с запада — Аганским увалом, с востока — Вах-Кетской возвышенностью, с юга — Кетско-Тымской равниной. Основные притоки р. Вах берут начало с Верхне-Тазовской возвышенности (см. рисунок). Сама р. Вах в основном течет по Вахской низменности, по древней ложбине стока, сформировавшейся в Самаровском веке (Рихтер, 1963; Земцов, 1976). Территория бассейна р. Вах подразделяется на следующие геоморфологические районы: моренные аккумулятивные равнины, зандровые равнины, приледниковые озерно-аллювиальные равнины, крупные террасовидные речные долины (Вдовин, Проводников, 1965). Зандровые и озерно-аллювиальные равнины преобладают. Правобережье р. Вах — низменная, заболоченная и заозеренная зандровая послеледниковая равнина; левобережье — приледниковая озерно-аллювиальная равнина, несколько лучше дренированная. Почвообразующие породы представлены рыхлыми флювиогляциальными отложениями — песками, супесями и суглинками (Овчинников, 1977).

Климат резко континентальный с довольно продолжительной суровой, ветреной зимой и коротким жарким летом. Среднегодовая температура воздуха -3.1— -5.2 °С. Средняя температура января — -22.4 °С, июля — +17.2 °С. Продолжительность безморозного периода — 100—105 дней в году. Сумма температур выше +10 °С составляет 1400—1500 °С. Повсеместно распространена длительная сезонная мерзлота, под торфяниками встречается и вечная мерзлота в виде линз. Среднегодовое количество осадков 400—500 мм, испаряемость около 350 мм, коэффициент увлажнения равен 1.5. Основная часть осадков (70 %) выпадает в вегетационный период (июль—август).

Пойма р. Вах в верховьях достигает 200—300 м шир., в среднем течении — 3—5 км, в низовьях — до 10 км. В пойме выделяются три уровня: низкий (до 2 м), средний (2—4 м) и высокий (4—7 м). Соотношение площадей разного уровня меняется по течению реки: в верховьях преобладают участки высокого и среднего уровней, в низовьях — среднего и низкого.

Половодье весенне-летнее, весьма продолжительное (2.0—2.5 мес), так как облесенность верховий достаточно высокая. Средняя высота паводков — 4—5 м, сток по пойме — 3.5 % от стока в русле.

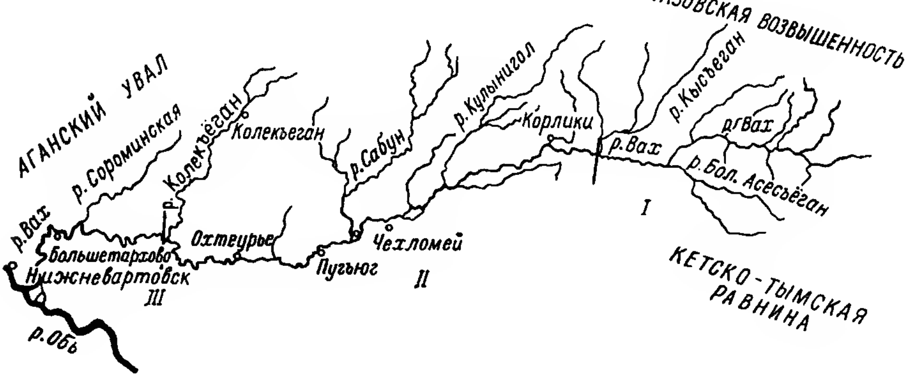


Схема бассейна реки Вах.

I — верховье; *II* — средняя часть, *III* — низовье реки. Вертикальные линии — границы участков поймы.

В русловом процессе преобладают 2 типа меандрирования — свободное и незавершенное. По классификации И. П. Попова (1968), пойма изменяется от сегментно-гривистой в верховьях реки до проточно-островной в среднем и нижнем течении. В верховьях пойма имеет хорошо выраженный флювиальный рельеф, в среднем течении появляются спрямляющие русло протоки и начинается выполаживание пойменных террас; в нижнем течении пойма сильно выположена. С верховьев к устью происходят относительное увеличение процессов аккумуляции в пойме аллювия, главным образом глинистых фракций, снижение дренированности пойменных местообитаний.

Растительность поймы

В таблице приведены наиболее распространенные в пойме р. Вах синтаксоны травяной растительности. Объем синтаксонов различен. Объединение в таблицу синтаксонов различного объема обусловлено тем, что именно в представленных рангах синтаксоны занимают значимые площади и отражают пространственно-временные закономерности формирования и структуру травяной растительности поймы в м. 1 : 100 000. Впрочем, крупные синтаксоны в тексте статьи охарактеризованы нами на уровне характерных для них ассоциаций.

Синтаксоны 1а и 1б соответствуют ассоциации разнотравно-наземновейниково-костровой — Calamagrostidetum epigeii mixtoherboso-bromopsidum.

В сообществах этой ассоциации доминируют *Calamagrostis epigeios*, *Bromopsis inermis*, *Hieracium umbellatum*, *Solidago virgaurea*, довольно обычны *Artemisia vulgaris*, *Tanacetum vulgare*, *Vicia cracca*, *Achillea cartilaginea*. Ассоциация распространена по прирусловым валам р. Вах, его притоков и действующих проток на сильно аллювиальных местообитаниях со средней и краткой поемностью с примитивными песчаными слоистыми почвами.

Ассоциацию можно разделить на 2 субассоциации (см. таблицу). Одна из них (1а) встречается в верховьях р. Вах приблизительно до устья р. Кысъеган и занимает относительно высокие прирусловые валы (2—4 м над межеиью) на аккумулятивных берегах. В сообществах этой субассоциации насчитывается до 43 видов, среднее проективное покрытие травостоя около 60 %. Кроме перечисленных выше видов-доминантов в сообществах обычны *Festuca rubra*, *Agrostis clavata*, *Poa pratensis*, а также *Campanula rotundifolia*, *Heracleum sibiricum*, *Viola canina*, *Sedum purpureum*, *Rumex thyrsiflorus*, *Thalictrum flavum*, реже встречаются *Lilium martagon*, *Geranium albiflorum*, *Lathyrus pratensis*, *Cerastium arvense*. Характерными видами этой субассоциации являются *Festuca rubra* и виды разнотравья, обычные для прирусловья рек, текущих в пределах Верхне-Тазовской (Титов и др., 1996) и Вах-Кетской возвышенностей.

Другая субассоциация (1б) встречается в среднем и нижнем течении р. Вах в пределах Вахской низменности на прирусловых валах реки и действующих проток с отметками над меженью в 1.5—2.5 м; местообитания среднепоемные с песчаиыми и супесчаными достаточно влажными почвами. В сообществах насчитывается до 23 видов, среднее проективное покрытие около 25 %. Дифференцирующими видами для этой субассоциации являются *Carex acuta* и *Calamagrostis langsdorffii*.

Разнотравно-наземновейниково-костровая ассоциация в пойме р. Вах — начальное звено в сукцессиях растительности лесного ряда на аллювиально-дерновых почвах.

Синтаксон 2 соответствует ассоциации таволжно-лангсдорфовейниковой — Filipendulosum ulmariae calamagrostidetum langsdorffii. Встречается узкими полосами в западинах прирусловой поймы или на границе болотной и лесной растительности в центральной пойме по всему течению реки на суглинистых хорошо увлажненных поверхностно оглеенных почвах. В сообществах кроме доминантов обычны *Carex acuta*, *Comarum palustre*, *Galium palustre* и *G. uliginosum*, *Ranunculus repens*; реже, но с высоким проективным покрытием встречаются *Sanguisorba officinalis*, *Veronica longifolia*, *Phalaroides arundinacea*, а также *Caltha palustris*. Максимальное число

Наиболее распространенные синтаксоны травяной растительности в пойме реки Вах

Номер синтаксона	1а	1б	2	3	4	5	6
Число описаний	12	12	10	26	16	7	8
Среднее проективное покрытие, %	58	26	67	76	72	54	86
Максимальное число видов сосудистых растений	43	23	38	27	20	28	24
Festuca rubra	IV$_2$	—	—	—	—	—	—
Sedum purpureum	III$_1$	—	—	—	—	—	—
Heracleum sibiricum	III$_2$	—	—	—	—	—	—
Viola canina	III$_1$	—	—	—	—	—	—
Agrostis clavata	IV$_2$	—	—	—	—	—	—
Artemisia vulgaris	IV$_2$	II$_1$	—	—	—	—	—
Tanacetum vulgare	IV$_2$	II$_1$	—	—	—	—	—
Calamagrostis epigeios	V$_3$	IV$_4$	—	—	—	—	—
Hieracium umbellatum	IV$_5$	IV$_3$	—	—	—	—	—
Bromopsis inermis	V$_4$	III$_2$	—	—	—	—	—
Solidago virgaurea	III$_2$	III$_2$	I$_2$	—	—	—	—
Euphrasia officinalis	IV$_3$	II$_2$	—	—	—	—	—
Rumex thyrsiflorus	III$_2$	III$_1$	—	—	—	—	—
Vicia cracca	IV$_2$	II$_1$	—	I$_1$	—	—	—
Achillea cartilaginea	IV$_2$	II$_1$	I$_2$	II$_1$	—	—	—
Thalictrum flavum	III$_1$	—	II$_3$	IV$_2$	—	—	—
Sanguisorba officinalis	I$_2$	I$_1$	II$_4$	II$_2$	—	—	—
Lysimachia vulgaris	—	—	II$_2$	II$_3$	—	—	—
Veronica longifolia	—	—	II$_2$	IV$_2$	—	—	—
Filipendula ulmaria	—	—	V$_4$	—	—	—	—
Phalaroides arundinacea	—	I$_2$	II$_5$	IV$_6$	I$_2$	—	—
Ranunculus repens	—	I$_1$	III$_2$	II$_1$	I$_1$	II$_2$	II$_4$
Calamagrostis langsdorffii	—	II$_4$	V$_5$	IV$_5$	III$_2$	II$_3$	II$_2$
Carex acuta	—	III$_2$	III$_2$	III$_3$	V$_5$	II$_4$	III$_2$
Carex aquatilis	—	—	II$_2$	III$_3$	IV$_5$	III$_5$	III$_4$
Comarum palustre	—	—	III$_2$	III$_2$	III$_3$	III$_4$	IV$_2$
Naumburgia thyrsiflora	—	—	I$_1$	I$_2$	II$_4$	I$_2$	II$_1$
Caltha palustris	—	—	II$_2$	I$_2$	I$_1$	II$_2$	I$_2$
Galium uliginosum	—	—	I$_2$	I$_1$	I$_1$	III$_2$	III$_2$
Stachys palustris	—	—	I$_2$	II$_2$	I$_1$	I$_1$	—
Rorippa amphibia	—	—	—	I$_1$	I$_1$	II$_2$	I$_1$
Carex vesicaria	—	—	—	—	II$_4$	II$_4$	IV$_5$
Cicuta virosa	—	—	—	—	I$_1$	III$_1$	IV$_2$
Equisetum fluviatile	—	—	—	—	—	V$_4$	—
Menyanthes trifoliata	—	—	—	—	—	—	V$_3$
Epilobium palustre	—	—	—	—	—	—	II$_1$

видов доходит до 38, проективное покрытие травостоя в среднем составляет 67 %. Ассоциация сменяется влажными травяными лесами или переходными болотами.

В верховьях р. Таз в составе сообществ с доминированием лабазника вязолистного значительно больше видов гигромезофильного крупнотравья (*Aconitum septentrionale*, *Pleurospermum uralense*, *Angelica sylvestris*, *Cacalia hastata*, *Cirsium heterophyllum* (Титов и др., 1996)).

Синтаксон 3 в таблице соответствует группе формаций «крупнозлаковые гигромезофитные пойменные луга», в которой выделяются 2 характерные ассоциации: сабельниково-крупноосоково-канареечниковая (Phalaroidetum comaroso-magnocaricosum) и разнотравно-лангсдорфовейниковая (Calamagrostidetum langsdorffii-mixtoherbosum). В верховьях реки эти луга отсутствуют. Они распространены в среднем и нижнем течении реки в центральной пойме на торфяниках, перекрытых суглинком, и на супесчаных и суглинистых оглеенных почвах. Эти луга занимают большие площади с пологогривистой или ровной поверхностью, средне- и долгопоемные со средней аллювиальностью.

Ассоциация с доминированием канареечника приурочена в основном к суглинистым, глинистым почвам или к супесчаным почвам и торфяникам, перекрытым илом и глиной, а ассоциация с доминированием вейника Лангсдорфа — к более легким и лучше дренируемым почвам. Сообщества с канареечником имеют более высокое проективное покрытие (70—80 %) и меньше видов (до 18—20), чем сообщества с доминированием вейника (60—70 % и 27 видов). Для популяции с канареечником характерны виды *Stachys palustris*, *Comarum palustre*, *Lysimachia vulgaris*; с канареечником изредка встречается *Anemonidium dichotomum* — вид, обычный на канареечниковых лугах в пойме Средней Оби (Таран, 1995). В сообществах с доминированием вейника Лангсдорфа больше встречается видов настоящих лугов — *Sanguisorba officinalis*, *Veronica longifolia*, *Thalictrum flavum*, *Vicia cracca*.

Крупнозлаковые гигромезофитные луга сменяются в пойме р. Вах влажными травяными березняками, иногда ивняками паркового типа с *Salix viminalis*.

Синтаксон 4 соответствует группе формаций «крупноосоковые гигрофитные луга», в которой выделяются 2 характерные ассоциации — Caricetum gracilis (acutae) и Caricetum aquatilis. Эти луга занимают днища и пологие склоны пересыхающих стариц в центральной пойме, пониженные участки рельефа среди массивов крупнозлаковых гигромезофитных лугов и низкие пойменные террасы на аккумулятивном берегу р. Вах в ее среднем и нижнем течении. Они приурочены к долгопоемным местообитаниям низкого и среднего экологических уровней со средней аллювиальностью и с иловато-глинистыми глеевыми слоистыми лугово-болотными почвами. Сообщества просты по составу и структуре, имеют 5—6 часто встречаемых видов с абсолютным доминированием крупных осок и проективным покрытием травостоя до 70 %. Крупноосоковые и крупнозлаковые гигрофитные луга служат основным источником сена для местного населения. Продуктивность составляет 15—30 ц/га.

Сообщества Caricetum aquatilis обычно занимают днища стариц и длительно заливаемые понижения рельефа, сообщества Caricetum gracilis — пологие склоны стариц и склоны прирусловых валов низкого и среднего экологических уровней. Вершины невысоких сглаженных грив между старицами заняты лангсдорфовейниковыми и канареечниковыми лугами.

Если старица плохо промывается полыми водами, осоковые луга трансформируются в низинные вздутоосоково-вахтовые болота (синтаксон 6). В сообществах таких болот доминируют *Menyanthes trifoliata*, *Carex vesicaria*, *Comarum palustre*, обычны *Galium uliginosum*, *Epilobium palustre*, *Cicuta virosa*, снижаются встречаемость и обилие *Carex gracilis*, *C. aquatilis* и *Calamagrostis langsdorffii*. Почва болотная оторфованная. Моховой ярус с проективным покрытием до 20—30 %, составлен *Sphagnum squarrosum*, *S. angustifolium*, *S. teres*.

Синтаксон 5 представлен гигрофитноразнотравно-топяно-хвощовой ассоциацией Limnoherbetum equisetosum fluviatilis. Она встречается на всем протяжении реки небольшими площадями на долгопоемных и осободолгопоемных местообитаниях в «ухвостьях» (нижней — по течению — части) пойменных сегментов, где откладывается илистый аллювий. Почвы слоистые иловато-глеевые или песчаные, перекрытые илом в 2—3 см, поверхностно оглеенные.

В сообществах доминируют *Equisetum fluviatile* и *Comarum palustre*, обычны *Cicuta virosa*, *Galium uliginosum*, *Rorippa amphibium*, *Caltha palustris*, *Carex aquatilis*. На начальных стадиях часто образуются монодоминантные топяно-хвощовые сообщества. В дальнейшем, по мере заполнения ухвостья сегмента аллювием и увеличения его высоты над меженью реки, сообщества гигрофитноразнотравно-топяно-хвощовой ассоциации сменяются зарослями кустарников *Salix triandra*, *S. rosmarinifolia*, *Padus avium*, *Swida alba*, *Spiraea salicifolia*, *Ribes nigrum* и далее — высокобонитетными разнотравными березняками.

Кроме приведенных в таблице синтаксонов травяной растительности рассмотрим еще два, значительно менее распространенных в пойме р. Вах (имеется по 2—3 описания каждого из них). Сообщества вилюйскоосочников с разреженным ярусом кустарников (*Salix lapponum*, *Spiraea salicifolia*) и отдельными деревьями *Betula pubescens* встречаются в среднем течении р. Вах на выровненных голоценовых террасах или в центральной пойме. В сообществах доминирует *Carex juncella*, остальные виды (*Calamagrostis langsdorffii*, *Comarum palustre*, *Rubus arcticus*, *Thalictrum flavum*, *Veronica longifolia*) присутствуют с незначительным обилием и располагаются на кочках осок до 70 см выс.

Также в среднем течении р. Вах на эрозионных участках правого берега встречаются по окраинам кустарничково-сфагновых болот на границе с березняками довольно разнообразные по составу (до 25 видов) осоково-вахтовые болота с *Carex vesicaria*, *C. rostrata*, *C. chordorrhiza*, *C. loliacea*, *Calamagrostis neglecta*, *Peucedanum palustris*, *Eriophorum vaginatum*, *Malaxis paludosa* и другими видами, типичными для мезоевтрофных низинных болот этого региона.

По характеру растительного покрова, в том числе травяной растительности, пойму всей реки можно разделить на 3 части: верхнюю — около 200 км (от истоков р. Вах до устья р. Кысъеган), среднюю — 500 км (до устья р. Колекъеган) и нижнюю — 200 км (до устья р. Вах) (см. рисунок).

В верхнем течении пойма лесная, преобладают темнохвойные леса. Лугов и болот мало — не более 10 % общей площади поймы. Преобладают прирусловые разнотравно-наземновейниково-костровые луга, по днищам пересыхающих стариц и западинам распространены остроосоковые сообщества и сообщества вздутоосоково-вахтовых низинных болот. Канареечниковых и лангсдорфовейниковых лугов нет.

В среднем течении пойма в значительной части остается лесной, но в лесном покрове увеличивается доля производных осиново-березовых лесов и ивняков, а также сосновых лесов. Травяная растительность занимает до 30 % площади поймы и представлена в основном гигрофитными крупноосоковыми и гигромезофитными крупнозлаковыми лугами. Увеличивается площадь низинных и переходных болот, но уменьшается доля в травяной растительности разнотравно-наземновейниково-костровых лугов.

В нижнем течении прирусловая часть поймы занята ивняками или крупноосоковыми сообществами; вейниково-костровые луга встречаются небольшими фрагментами и всегда содержат в своем составе осоку острую и вейник Лангсдорфа. Большие площади центральной поймы заняты крупнозлаковыми лугами, чередующимися с осоковыми сообществами в западинах и травяными березняками и осинниками на пологих гривах. 80 % поймы приходится на травяную растительность — лугово-болотную и болотную. Болота преимущественно низинного типа. Хвойные леса представлены в основном сосняками кустарничково-сфагновыми.

Р. Вах течет в широтном направлении, поэтому все изменения в структуре и флористическом разнообразии растительного покрова поймы по течению реки обусловлены пойменно-русловыми процессами, формирующими ландшафт поймы и определяющими разнообразие пойменных местообитаний, а также усилением антропогенной нагрузки на пойменные экосистемы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Вдовин В. П., Проводников Л. Я. История формирования мезозойско-кайнозойских отложений и современного рельефа в бассейне р. Вах. Новосибирск, 1965. 95 с.

Гребенюк Г. Н., Тарасов А. И. Типы кедровых лесов бассейна реки Вах. Нижневартовск, 1996. 92 с.

Земцов А. А. Геоморфология Западно-Сибирской равнины. Томск, 1976. 343 с.

Лобачев С. В. Экспедиция на реку Вах // Изв. ВГО. Т. 66. 1934. С. 4.

Овчинников С. М. Почвы бассейна р. Вах // И. М. Гаджиев, С. М. Овчинников. Почвы средней тайги Западной Сибири. М., 1977. 152 с.

Попов И. П. Типы речных пойм и их связи с типами руслового процесса // Морфологические и гидрологические исследования рек и водоемов. Л., 1968. С. 39—55.

Рихтер Г. Д. Рельеф и геологическое строение // Западная Сибирь. М., 1963. С. 25—56.

Таран Г. С. Синтаксономия лугово-болотной растительности поймы Средней Оби (в пределах Александровского района Томской области). Новосибирск, 1995. 76 с.

Титов Ю. В., Потокин А. Ф., Садекова И. Ф. Растительность речных пойм в верхнем течении реки Таз // Бот. журн. 1996. Т. 81. № 6. С. 62—72.

Черепанов С. К. Сосудистые растения СССР. Л., 1981. 510 с.

Нижневартовский педагогический институт

Получено 7 IV 1997

SUMMARY

The geobotanical study of a flood-plain of the Vakh river from its upper courses up to the mouth was made in 1994—1996. All genetic zones of flood-plain terraces and above-flood-plain terraces leading to the river are investigated. Eight associations developing on sod, meadow and meadow-marsh soils are distinguished and described. Their relative distribution in a flood-plain is established.

УДК 581.5(571.651)

Бот. журн., 1998 г., т. 83, № 6

© Ю. П. Кожевников

ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА В БАССЕЙНЕ РЕКИ АМГУЭМЫ (ЧУКОТКА)

Yu. P. KOZHEVNIKOV. THE DIFFERENTIATION OF THE VEGETATIONAL COVER IN AMGUEMA RIVER BASIN (CHUKOTKA)

Показаны флористические и геоботанические особенности одного из интереснейших районов Арктики, в котором стыкуются континентальные и океанические, высокоарктические и субарктические элементы флоры и растительности и который насыщен реликтами разных периодов истории этой территории.

К настоящему времени растительный покров бассейна р. Амгуэмы исследован очень обстоятельно как во флористическом отношении, так и по геосистемным и географическим связям. Особое внимание к этой территории объясняется ее положением в переходной полосе от материковой Чукотки к Чукотскому п-ову (Юрцев, 1970, 1974, 1977 и др.; Кожевников, 1973, 1979, 1989 и др.; Петровский, Плиева, 1990).

Западные районы бассейна р. Амгуэмы находятся в континентальных условиях, восточные — в океанических (рис. 1). Различие растительного покрова при этом столь существенно, что эти районы относятся к разным подзонам тундровой зоны, т. е. здесь наблюдается переход между южными (кустарниковыми) и типичными тундрами. Особенности этого перехода на фоне очень дифференцированного растительного покрова Чукотки позволяют установить динамику отношений подзон и ее связь с динамикой среды в зависимости от тектоники и сопутствующих явлений, поэтому бассейн р. Амгуэмы является уникальной территорией в Арктике.

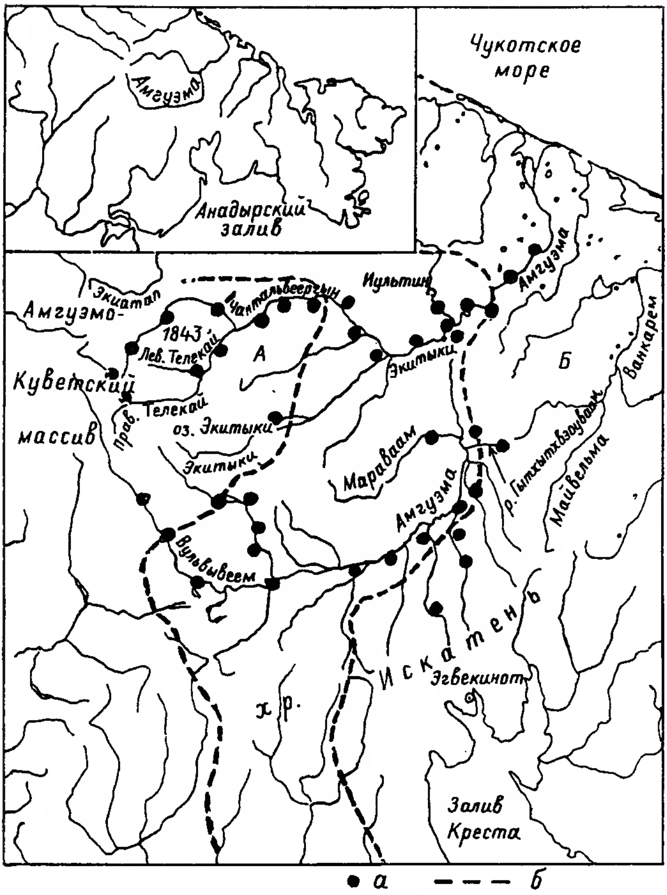


Рис. 1. Район исследования.

а — изученные автором пункты в бассейне р. Амгуэмы; *б* — приблизительные границы территории, переходной между районами с континентальным (*А*) и океаническим (*Б*) режимами. Граница контура *А* соответствует разделу южных и типичных тундр.

Различие природной среды континентальной и океанической частей региона обусловлено прежде всего тем, что на Чукотском п-ове летом влияние морей охватывает все ландшафты по вертикали, тогда как на материковой Чукотке оно сказывается только в верхнем поясе гор. Это хорошо индицируется снежниками, которые практически отсутствуют летом на нижних гипсометрических уровнях на материковой Чукотке, тогда как чрезвычайно обычны на этих уровнях на Чукотском п-ове. Отсутствие снежников в западных районах бассейна р. Амгуэмы связано с собственным климатформирующим влиянием долин, в результате чего в них местная циркуляция воздушных масс преобладает над поступлением сторонних воздушных масс. Степень такого влияния определяется характером долин (сквозные они или полузамкнутые, со сплошными бортами или рассекаемыми другими долинами, меридионально или широтно ориентированные и т. д.). Усиление местной циркуляции воздушных масс создает увеличение континентальности местного климата, т. е. повышает количество летнего тепла и препятствует проникновению морских воздушных масс в данный район. Наоборот, усиление привноса морских воздушных масс в переходной полосе обусловливает уменьшение летнего тепла и увеличение влажности. Поэтому здесь уже нередки низовые снежники, а около них — нивальная растительность.

Во многих районах хорошо заметно, что морское влияние на климат и растительный покров постепенно усиливается из-за происходящего поднятия гор. Так, в континентальных районах с недавних пор стали образовываться крупные снежники на подножиях склонов. К концу лета они обычно стаивают, оставляя на своем месте бурые пятна. Близ таких снежников в океанических районах существует специфическая луговинно-нивальная растительность, для которой характерны *Phippsia algida*,[1] *Carex tripartita*, *Minuartia biflora*, *Poa paucispicula*, *Salix polaris*, *Saxifraga hyperborea*, *S. nelsoniana* subsp. *porsildiana*, *Ranunculus pygmaeus*, *R. nivalis*, *Petasites frigidus*, *Arctagrostis arundinacea*, *Koenigia islandica*, *Luzula unalaschkensis*, *Primula tschuktschorum*, *Rumex arcticus*, *Alopecurus alpinus*, *Oxyria digyna* и другие менее постоянные виды. Однако в континентальных амгуэмских районах эта растительность отсутствует, несмотря на то что условия для нее существуют. Соответствующие виды еще не успели сюда распространиться из соседних восточных районов. Даже в глубине Амгуэмо-Куветского горного массива с высотой днищ долин более 600 м над ур. м. луговинно-нивальная растительность почти не выражена, но отдельные ее виды изредка встречаются, в том числе *Erigeron humilis*, *Chrysosplenium wrightii*, *Saxifraga nelsoniana* s. str. На участках подножий склонов, где долго залеживается снег, иногда развиты разреженные луговины с *Acomastylis rossii*, *Carex tripartita*, *C. podocarpa*, *Luzula beringensis*, *Beckwithia chamissonis*. На таких участках фоном часто являются темные, пропитанные водой мхи.

На крутых склонах гор, покрытых чаще курумами, растения очень редки (*Artemisia kruhsiana*, *Stellaria fischerana*), но на останцах, окруженных щебнистыми и дресвяными осыпями, встречаются *Chrysosplenium wrightii*, *Ranunculus grayi*, *Saxifraga nivalis*, обычны куртины *Novosieversia glacialis*, *Dryas octopetala*. Иногда останцы располагаются в несколько ярусов, что говорит о поднятии гор. Некоторые останцы образованы горными породами среднего состава. Под ними встречаются пятна *Kobresia myosuroides*, *Silene repens*, *Dracocephalum palmatum*, *Festuca lenensis*, реже — *Carex pediformis*, *Elymus kronokensis*. На скалах характерный набор составляют *Carex rupestris*, *Potentilla anachoretica*, *P. nivea*, *P. hookerana* var. *furcata*, *Draba groenlandica*, *Cystopteris fragilis* subsp. *dickieana*, *Selaginella rupestris* (*S. sibirica*), *Calamagrostis purpurascens* и др.

Особенности континентальных районов

По долинам Амгуэмо-Куветского массива южнотундровая растительность проникает далеко на север, но его наиболее возвышенную центральную часть занимает типичнотундровая растительность. Здесь довольно обычны восточночукотские биогеоценозы, например проточные болотца с *Carex misandra*, *C. atrofusca*, *Salix reticulata* и другими видами, тяготеющими к нейтральной почвенной среде. Поверхностные воды, стекающие со склонов гор, образовали небольшие ручьи, которые веерообразно растекаются на присклоновых возвышениях долин, имея сильно замшелые берега. Вдоль таких ручейков существует довольно богатый набор видов (*Saxifraga hirculus*, *S. nelsoniana*, *Claytonia acutifolia*, *Arctagrostis arundinacea*, *Betula nana* subsp. *exilis*, *Salix pulchra*, *S. glauca*, *S. tschuktschorum*, *Cassiope tetragona*, *Eutrema edwardsii*, *Senecio frigidus*, *Dryas octopetala*, *Eriophorum vaginatum*, *Carex bigelowii* subsp. *lugens*, *C. misandra*, *Kobresia simpliciuscula*, *Polygonum bistorta* subsp. *ellipticum*, *P. tripterocarpum*, *P. viviparum*, *Corydalis arctica*, *Pedicularis lapponica*, *Ledum palustre* subsp. *decumbens*). Считающиеся кальцефильными виды, такие как *Kobresia simpliciuscula*, существуют здесь совместно с кальцефобами, такими как *Betula nana*. Такая взаимоисключающая индикация свидетельствует не об избытке обменного кальция, а о нейтральной реакции среды (за счет вымывания любых растворимых солей практически дистиллированными водами) и о том, что кальцефилы являются прежде всего нейтрофилами, а большинство видов предпочитает нейтральную реакцию почвенных

---

[1] Латинские названия видов даются по сводке С. К. Черепанова (1981).

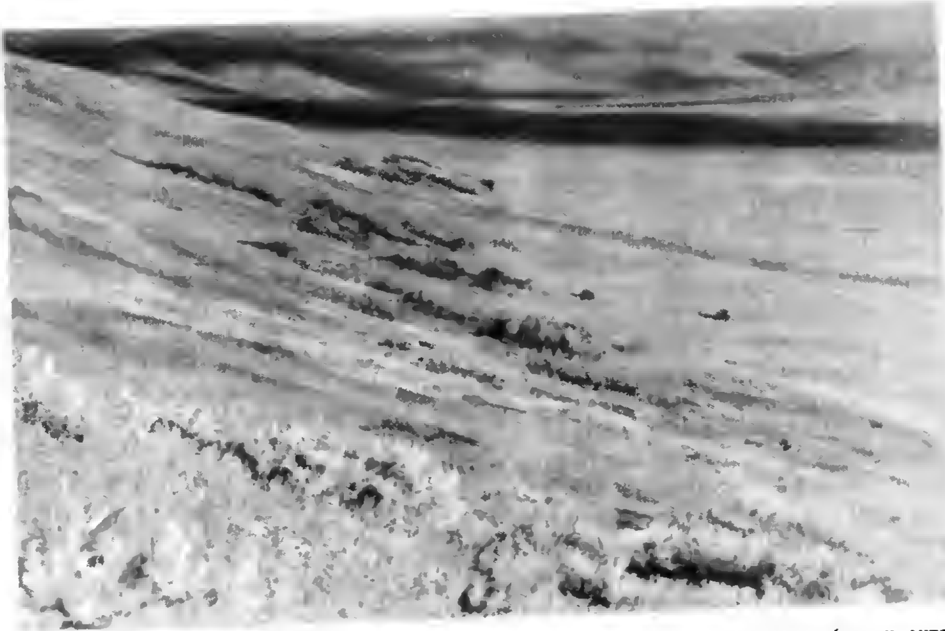


Рис. 2. Парковый ольшаник в нижней части склона горы в долину р. Чантальвеергын (континентальная Чукотка).

вод. Это явление (совместное произрастание кальцефилов и кальцефобов) широко представлено в районах с более океаническим климатом, где промывание грунтов близ снежников весьма обычно, поскольку обычны сами снежники. С ним связано большее флористическое богатство.

Местные флоры в центральной части Амгуэмо-Куветского массива весьма бедны. В верховьях р. Чантальвеергын найдено около 180 видов, в верховьях р. Амгуэмы — 165 видов. Флористическая бедность объясняется тем, что около 2000 лет назад названный массив был менее поднят, и в его долинах почти до верховьев существовала южнотундровая растительность с густыми зарослями низких кустарников и мощным покровом мхов на шлейфах гор и различных террасах (Кожевников, 1989). Южнотундровая растительность занимает все наиболее благоприятные местообитания в районе, тем самым являясь фактором обеднения флоры. Подтверждением относительно недавнего господства южнотундровой растительности в верховьях р. Чантальвеергын, т. е. более теплого климата, является наличие там таких реликтов, как *Dryas grandis*, *Carex pediformis*, *Rosa acicularis* и др. Прирусловые ивняки из *Salix lanata* 1—2 м выс. поднимаются до 620 м над ур. м., постепенно сходя на нет. Ольховник (*Alnus fruticosa*) достигает высотного предела 540 м над ур. м. на горном склоне, но немного ниже по реке становится обычным и по днищам долин (рис. 2). В верховьях р. Правый Телекай (520 м над ур. м.) ольховник образует прирусловые лесовидные заросли до 4 м выс., на краю которых найдено одиночное дерево *Chosenia arbutifolia*. При слиянии рек Правого и Левого Телекая (400 м над ур. м.) находится крупный массив чозении — самый крайний лес на северо-востоке Азии (Кожевников, 1974). Отдельные деревья чозении встречаются по берегам р. Чантальвеергын почти до слияния этой реки с р. Экитыки и в верховьях р. Амгуэмы, где последняя называется р. Вульвывеем.

В поймах верхних притоков р. Чантальвеергын (речки Охотничья, Пастбищная и др.) встречаются рощи *Salix boganidensis* и *S. alaxensis* до 5—6 м выс., занимающие площади до нескольких гектаров. Островки древовидного ольховника отмечены даже в низовьях р. Экитыки в укрытых местоположениях (т. е. уже в переходной полосе). На оз. Экитыки и в других местах западных районов крупнолистный ольховник относится к камчатскому подвиду (subsp. *kamtschatica*). Среди деревьев Чукотки примечательна береза *Betula platyphylla*, которая обычно представлена деревцами до 1.5 м выс. и только в окрестностях телекайской чозениевой рощи достигает 4 м выс., образуя маленький березнячок на особенно прогреваемом склоне.

К числу очень редких видов, встречающихся только в пределах Амгуэмо-Куветского массива, относятся древесные ивы *Salix udensis* и *S. schwerinii*. Здесь же древовидную форму часто имеют ивы, которые восточнее встречаются только как кусты: *Salix alaxensis*, *S. pulchra* var. *betulicortex* и var. *anadyrensis*, *S. boganidensis*.

Таким образом, спецификой континентальных районов бассейна р. Амгуэмы является наличие древесных форм 7 видов, слагающих или участвующих в сложении лесной растительности в высотном интервале 250—520 м над ур. м. Лесная растительность континуально переходит в кустарниковую, значение которой в западных районах бассейна р. Амгуэмы выше, чем в восточных. В западных районах кустарниковая растительность сложена ольшаниками и ивняками, а также ортотропными зарослями *Betula nana* subsp. *exilis* до 0.5 м выс.; в восточных — только ивняками, причем пойменными (склоновые ивняки редки и занимают малые площади). Эдификаторами ивняков в восточных районах являются *Salix alaxensis* и *S. krylovii*, тогда как в западных к этим же видам нередко обильно примешаны *S. boganidensis*, *S. lanata*, *S. hastata*; кроме того, обычны смешанные заросли ив и *Alnus fruticosa*, ив и ортотропной формы *Betula nana* subsp. *exilis*, а также низкокустарниковых *Ledum palustre* и *Vaccinium uliginosum*.

Южнотундровый растительный покров более развит в бассейне р. Чантальвеергын, чем в бассейне верхней половины р. Амгуэмы, параллельной р. Чантальвеергын (рис. 1). Связано это с происходящим поднятием Амгуэмо-Куветского массива, в результате которого в верховья р. Амгуэмы (в долину р. Вульвывеем) около 2000 лет назад открылся свободный доступ океанических масс воздуха, тогда как в бассейне р. Чантальвеергын он открывается лишь в настоящее время. Различия растительного покрова этих долин в причинно-следственных отношениях детально рассмотрены в других работах (Кожевников, 1989, 1993).

К южнотундровому покрову относятся степоиды, приуроченные к моренам, склонам высоких надпойменных террас, сложенных рыхлым материалом, и нижним частям горных склонов. Степоиды составлены следующими видами: *Thymus extremus*, *Aster alpinus*, *Astragalus inopinatus*, *A. tugarinovii*, *Pulsatilla nuttalliana* subsp. *multifida*, *Oxytropis adamsiana* subsp. *vassilczenkoi*, *O. campestris*, *O. middendorffii*, *Galium boreale*, *Calamagrostis purpurascens*, *Myosotis suaveolens* subsp. *asiatica*, *Helictotrichon krylovii*, *Allium strictum*, *Bromopsis pumpelliana*, *Elymus mutabilis*, *Arenaria capillaris*, *Potentilla nivea*, *P. arenosa*, *P. hookerana*, *Dracocephalum palmatum*, *Dianthus repens*, *Minuartia arctica*, *Artemisia furcata*, *A. glomerata*, *A. arctisibirica*, *A. kruhsiana*, *Androsace septentrionalis*, *Polygonum laxmannii*, *Carex supina* subsp. *spaniocarpa*, *C. obtusata*, *C. pediformis*, *C. rupestris*, *Chamaenerion angustifolium*, *Lychnis sibirica*, *Saxifraga bronchialis* subsp. *funstonii*, *Draba cinerea*, *D. groenlandica* (*D. parvisiliquosa*), *Erysimum pallasii*, *Smelowskia calycina* subsp. *integrifolia*, *Silene repens*, *Selaginella rupestris*, *Festuca auriculata*, *Poa glauca* и др.

В наиболее развитом состоянии степоиды имеют общее проективное покрытие 50—60 % и облик равновесной растительности, хотя на разных участках одного степоида обнаруживаются разные сочетания растений. Между собой степоиды существенно различаются как в ближайшем соседстве, так и в разных частях долины р. Чантальвеергын, где они особенно обычны. Виды, более или менее специфичные для них, образуют собственный градиент встречаемости. Так, *Carex pediformis* известен лишь из верховий р. Чантальвеергын. Целый ряд видов, характерных для разных условий обитания, достигает предела своего распространения в континентальных районах бассейна р. Амгуэмы: *Pulsatilla dahurica*, *Cassiope ericoides*, *Trollius chartosepalus*, *Urtica dioica*, *Erigeron acris*, *Saussurea nuda*, *Juniperus sibirica*, *Dicentra peregrina*, *Betula divaricata*, *B. fruticosa*, *Melandrium angustiflorum* subsp. *tenellum* и др. Некоторые виды на востоке достигают р. Амгуэмы, но неизвестны в восточных районах ее бассейна: *Saxifraga punctata*, *Callitriche palustris*, *Elymus confusus*, *Trollius membranostylis*, *Salix boganidensis*, *S. tschuktschorum*, *Corydalis sibirica*, а также отдельные обитатели степоидов.

Особенности переходной полосы

В среднем течении р. Чантальвеергын происходит постепенное зональное изменение ландшафта, чему способствует большая ширина долины, в которой практически не формируется местный ороклимат. Обычны ветры снизу вверх по долине, несущие влажные океанические массы воздуха.

Южнотундровая низкокустарниковая растительность во многих местоположениях сменяется кустарничковой без флористического изменения, т. е. ортотропные ерники, голубичники, багульниковые формации становятся плагиотропными; на многих водоразделах вдвое уменьшается высота ивняков из *Salix pulchra*. Кустарничковые тундры часто представлены вариантами с теми же доминантами, что и выше по реке, но мелколистными, отчего и вся растительность выглядит невзрачно. Соответственно увеличивается роль бугорковатости и становятся обычными морозобойные трещины и пятна голого грунта. Массивы ольхи исчезают с пологих склонов, сохраняясь на сравнительно крутых. Когда крутой склон имеет значительную площадь, ольха образует на нем узкий пояс. При изменении уклона она быстро выклинивается как в направлении вверх, так и на одном и том же гипсометрическом уровне. По долинам ручьев на склонах ольха поднимается выше, чем по собственно склонам.

Снижается верхний предел распространения снежников-перелетков, число которых увеличивается. Они существуют теперь по ложбинам в средней части склонов гор, а не только в верхней. Лоскутные кустарничковые тундры (в основном дриадовые) поднимаются по склонам гор до их вершин.

Под склонами террас в боковые долинки в пределах крупных долин обнаруживаются луговинно-нивальные биогеоценозы, растительность которых имеет характерный «прибитый» облик. Они обычно ограничены сверху низким ивняком и отличаются интенсивно-зеленым цветом. Биогеоценозы эти комплексные, т. е. в них сочетаются фрагменты более луговинные (с *Artemisia arctica*, *Calamagrostis langsdorffii*, *Polemonium acutiflorum* и др.) и более нивальные (с фоном *Salix polaris*, с кочками *Carex tripartita* и т. д.), имеются мелкие кустики *Salix pulchra*.

Переход от южнотундрового типа растительного покрова к типично тундровому прослеживается в бассейне р. Амгуэмы и в более южных районах. Взятые вместе эти районы составляют почти меридиональную полосу, в которой происходят количественные и качественные изменения. В направлении на восток снижается биомасса растительности, распространенной и западнее, и восточнее полосы перехода подзон. В этом же направлении наблюдается уменьшение роли южнотундровых «островков» растительности, приуроченных к наиболее благоприятным геосистемам. При этом «островки» становятся менее комплексными, их площади убывают, сами они становятся реже и приобретают черты переходности (смешение южнотундровых и типичнотундровых фрагментов) (рис. 3).

Характер перехода зонального типа растительного покрова в другом масштабе повторяется на топологическом уровне. Так, переход типичной тундры в горную на склонах около 40° может быть достаточно резким, фронтальным. Нередко, однако, наблюдается островковый переход, т. е., с одной стороны, в контуре типичной тундры появляются пятна голого щебня разной величины, с другой — в контуре щебнистой тундры имеются кустарничково-моховые пятна. Переход при этом происходит очень плавно, и никакой границы между разными типами тундр не прослеживается. В таких местах обильны *Diapensia lapponica* subsp. *obovata*, *Dryas octopetala*, иногда *Cassiope tetragona*; растут также *Polygonum tripterocarpum*, *Ledum palustre* subsp. *decumbens*, *Saxifraga bronchialis* subsp. *funstonii*, *S. nelsoniana*, *S. serpyllifolia*, *Vaccinium vitis-idaea* subsp. *minus*, *Salix tschuktschorum*, *Endocellion glaciale* и др.

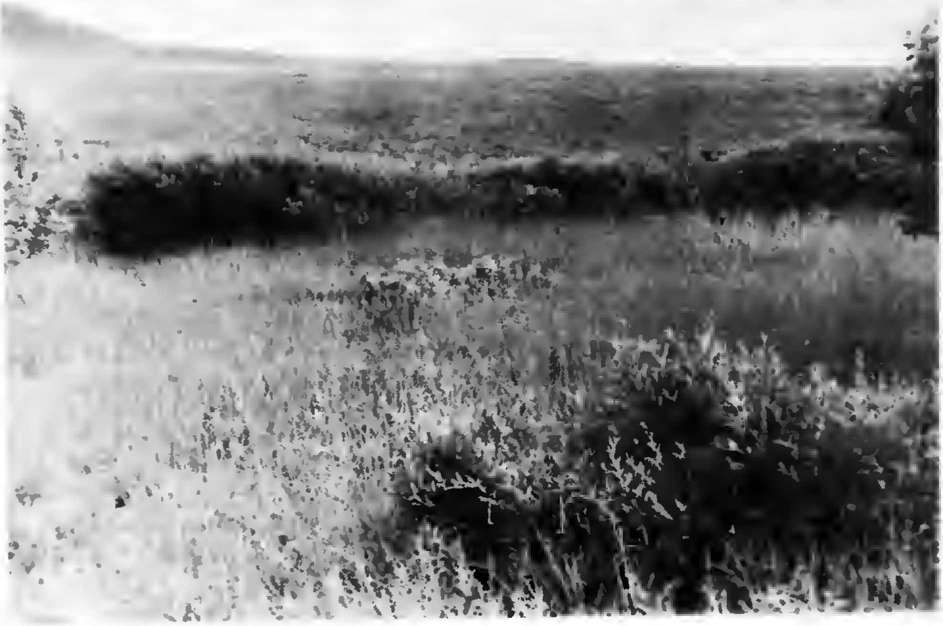


Рис. 3. Ивняки в ложбине амгуэмской долины (переходная полоса).

В некоторых случаях, особенно на южных склонах, сплошные кустарничковые тундры в направлении вверх прерываются не голыми пятнами щебня, а пятнами лишайников, которые становятся все более частыми и обширными, пока не смыкаются, и тогда пятна образует уже кустарничковая растительность. Переход от южнотундрового типа растительного покрова к типичнотундровому сопровождается дроблением контуров растительности и почво-грунтов. Это связано с уменьшением мощности моховых покровов и усилением океаничности климата, что влечет за собой интенсивные вспучивания грунтов, образование медальонов и полигонов. Вместе с тем это фактор обогащения местной флоры вследствие увеличения разнообразия экологических ниш. Поэтому на разных местоположениях наборы видов оказываются богаче, чем в резко континентальных районах.

Многие признаки растительного покрова близ долины р. Амгуэмы свидетельствуют о том, что в недалеком прошлом он был более континентальным, чем теперь. Эти признаки сохраняются благодаря положению и направлению долин. Как только долина меняет направление и открывается в сторону приамгуэмской равнины, в растительном покрове начинают преобладать элементы, свойственные океаническим районам.

В самой долине р. Амгуэмы (в ее нижней половине), за исключением самих низовьев, южнотундровая составляющая в растительном покрове больше выражена там, где долина относительно узкая (5—7 км), где она сопровождается весьма высокими горами и в нее не выходят широкие долины, особенно с востока. В противном случае растительный покров днища амгуэмской долины, за исключением пойм, образован типичнотундровой растительностью или индифферентными к климату чистыми кочкарниками из *Eriophorum vaginatum*, как, например, в низовьях р. Гытхытхвэоуваам. Наоборот, из тех боковых долин, где южнотундровая растительность хорошо развита, она распространяется и в ближайшие окрестности амгуэмской долины. Район 165—177-го км трассы Эгвекинот—Иультин имеет особенно примечательную концентрацию южнотундровой растительности, в связи с тем что сюда выходит р. Чантальвеергын. Здесь существуют обширные комплексные ольшаники на склонах гор, а на левобережье р. Амгуэмы на склоне высокой террасы весьма обычны степоиды с различным флористическим составом, включающим в себя *Helictotrichon krylovii*, *H. dahuricum*, *Smelowskia calycina* subsp. *integrifolia*, *Aster alpinus*, *Silene repens*, *Arenaria capillaris*, *Astragalus inopinatus*, *Artemisia arctisibirica*, *Dracocephalum palmatum*, *Thymus serpyllum* s. l., но обычный на р. Чантальвеергын *Pulsatilla nutalliana* subsp. *multifida* сюда не доходит. Однако общий характер растительного покрова носит ярко выраженный океанический облик подзоны типичных тундр.

Определяющим условием существования степоидов является сдувание снега зимой именно в местах их расположения, что препятствует заселению этих местоположений тундровыми кустарничками. Обычно кустарнички вселяются в пространство степоида снизу, где зимой снег либо не сдувается, либо хотя какой-то его слой остается благодаря самим кустарничкам. В таких местах видно, что кустарнички вытесняют степоиды. Этот процесс четко прослеживается в тех случаях, когда растительность чередуется в виде языков.

Таким образом, степоиды находятся в более суровых условиях обитания, чем другая растительность, за исключением некоторых ее горных вариантов. Это хорошо увязывается с представлением об их существовании в Берингии в ледниковое время. Однако подавляющее большинство видов, слагающих степоиды, появилось на Чукотке после затопления Берингии. Поэтому их нет на Аляске. Ряд видов (*Helictotrichon krylovii*, *Artemisia arctisibirica* и др.), по-видимому, действительно являются реликтами периода голоценового оптимума, но другие в настоящее время расселяются в океанические районы Чукотки. Это доказывается тем, что они вовсе не ограничены степоидами, а проходят нормальный жизненный цикл в геосистемах с океаническим режимом среды в верхнем поясе гор, где нередко встречаются на голом каменистом субстрате. К таким видам относятся *Oxytropis middendorffii*, *Polygonum laxmannii*, *Dracocephalum palmatum*, *Thymus serpyllum* и др.

В аналогичных со степоидами местоположениях иногда встречаются кобрезники из *Kobresia myosuroides*. На закрепленных участках склонов рыхлой толщи к реке, имеющих, как правило, южные экспозиции, кобрезники имеют сплошное покрытие и довольно бедный видовой состав, общий со степоидами, включающий в себя *Potentilla nivea*, *Oxytropis middendorffii* и др.

Некоторые континентальные виды в данном районе находятся в существенном отрыве от области основного их распространения. К ним относятся *Thymus serpyllum*, *Artemisia arctisibirica*, *Tanacetum bipinnatum*, *Corydalis sibirica*, *Salix myrtilloides*, *Utricularia vulgaris*, *Potamogeton subsibiricus*. Наоборот, изолированных видов с восточным типом распространения здесь нет, но целый ряд восточных видов находится в этом районе на западном пределе своего распространения, например *Rhododendron camtschaticum*. По всем флористическим показателям видно, что предыдущий этап развития растительного покрова долины р. Амгуэмы на данном отрезке имел более континентальный характер.

Ниже по р. Амгуэме островки южнотундровой растительности, а изредка даже ее островные комплексы встречаются до выхода реки на равнину. Все эти островки связаны с наиболее благоприятными локальными условиями среды, особенно в отношении тепла. В целом, однако, преобладает растительность океанического склада, на склонах гор обычно связанная с ветровым режимом и его последствиями, особенно снегонакоплением.

Особенности океанических районов

Флористически обогащенная растительность более развита там, где течет поверхностная вода, несущая частички мелкозема. В местах его концентрации вода удерживается, способствуя развитию растительности, и это еще более концентрирует мелкозем. Затем возникают поверхностные ручейки, растекающиеся между бугорками разной величины. Формируется наиболее насыщенный видами тип местообитания, близкий к проточному болоту. Он существует на различных высотных уровнях на пологих склонах, за исключением верхних частей гор. Источником воды в летнее время является подтаивающая на каменистых склонах мерзлота. Серии поверхностных ручьев населяют *Saxifraga grandipetala*, *S. hirculus*, *S. foliolosa*, *Carex bigelowii* subsp. *lugens*, *C. misandra*, *C. atrofusca*, *C. scirpoidea*, *Calamagrostis holmii*, *C. lapponica*, *Juncus castaneus*, *J. biglumis*, *J. triglumis*, *J. longirostris*, *Lagotis glauca* subsp. *minor*, *Salix reticulata*, *S. polaris*, *S. saxatilis*, *S. tschuktschorum*, *Senecio resedifolius*, *Claytonia acutifolia*, *Tofieldia coccinea*, *T. pusilla*, *Rhododendron camtschaticum*, *Luzula wahlenbergii*, *Cassiope tetragona*, *Sedum roseum*, *Veratrum oxysepalum*, *Arctostaphylos alpina*, *Dryas octopetala* s. str. et var. *pilosa*, *D. integrifolia* subsp. *crenulata*, *Cardamine bellidifolia*, *C. hyperborea*, *Pedicularis sudetica* subsp. *albolabiata*, *Minuartia rossii* subsp. *elegans*, *Eutrema edwardsii*, *Gentiana algida*, *Coeloglossum viride*, *Epilobium anagallidifolium* и др.

Поверхностные ручейки и проточные болотца ниже сливаются в ручьи с выработанной долинкой, которая нередко заполнена ивняком. В приручьевых нишах имеются приснеговые луговины с обилием *Ranunculus pygmaeus*, *Oxyria digyna*, *Salix polaris*, *Artemisia tilesii*, *Polemonium acutiflorum*. В других местах долинок растительность луговинная с обилием *Anemone richardsonii*, *A. sibirica*, *Carex nesophila*. Такие наборы видов характерны для восточных районов бассейна р. Амгуэмы, где луговинно-нивальные комплексы обнаруживаются в различных экотопологических условиях, а всевозможные тундры отличаются от западных эквивалентов более богатым набором видов.

На предгорных останцах рыхлой толщи с выраженным грунтовым подтоком воды даже от кислых по составу пород нередко существуют флористически богатые пятнистые дриадовые тундры с проективным покрытием около 50 %.

На шлейфах тянутся однообразные кустарничково-осоково-моховые тундры, а на более высоких уровнях, ближе к верховьям долинок, где по ложбинам обычны снежные толщи, распространены многообразные нивальные тундры (пятнистые, ступенчатые, полосчатые). На шлейфах в межгорных долинах на высоте 200—300 м над ур. м. богатые кустарничково-осоково-моховые тундры имеют нивальный оттенок благодаря постоянному подтоку поверхностных вод. Дернина в этих тундрах тощая, кое-где подсыхающая, но в основном постоянно влажная. Ее целостность нарушают пятна голого щебня и полосы мелкозема. Фенофазы здесь наступают позднее. В таких тундрах обычны *Dryas octopetala*, *Betula nana* subsp. *exilis*, *Pedicularis oederi*, *P. langsdorffii*, *P. capitata*, *P. lapponica*, *P. lanata*, *P. sudetica* subsp. *albolabiata* et subsp. *pacifica*, *Claytonia acutifolia*, *Lloydia serotina*, *Lagotis glauca* subsp. *minor*, *Tofieldia coccinea*, *Carex bigelowii* subsp. *lugens*, *C. fuscidula*, *C. aquatilis* subsp. *stans*, *C. rariflora*, *C. vaginata*, *Hierochloë alpina*, *Salix saxatilis*, *S. reticulata*, *S. phlebophylla*, *S. pulchra*, *Vaccinium uliginosum*, *Oxytropis mertensiana*, *O. nigrescens* subsp. *czukotica*, *Astragalus alpinus*, *Hedysarum hedysaroides* subsp. *arcticum*, *Ledum palustre* subsp. *decumbens*, *Eriophorum vaginatum*, *E. polystachion*, *E. callitrix*, *Anemone sibirica*, *Rhododendron lapponicum* subsp. *parvifolium*, *Saxifraga hieracifolia* subsp. *czukotica*, *S. grandipetala*, *S. hirculus*, *S. foliolosa*, *Polygonum viviparum*, *P. bistorta* subsp. *ellipticum*, *Senecio kjellmannii*, *S. tundricola*, *Primula tschuktschorum*, *Luzula beringensis*, *L. nivalis*, *Beckwithia chamissonis*, *Minuartia macrocarpa*, *M. arctica*, *Antennaria friesiana*, *Diapensia lapponica* subsp. *obovata*, *Sedum roseum*, *Artemisia borealis*, *Poa malacantha*, *Juncus biglumis*, *Melandrium apetalum*. Подобное видовое богатство обусловлено воздействием на субстрат талых вод (что дает эффект механической нейтрализации кислотности, о чем уже было сказано выше) или подтоком вод от склонов гор с породами основного состава, особенно содержащих кальций.

Поднятием гор объясняются наличие очень крутых их склонов, а также изобилие форм микрорельефа, связанных с солифлюкцией. На пологих склонах низких гор от самой плоской вершины с куртинной дриадовой тундрой иногда донизу наблюдаются всевозможные проявления солифлюкционных процессов. В целом поверхность склона ступенчато-полигональная. Полигоны представляют собой в таких случаях выпуклые пятна щебня с мелкоземом от 1 до 2 м в поперечнике, разделенные замоховелыми канавками до 0.5 м глуб., разной ширины. Такая поверхность образуется при совместном действии оползания и морозного пучения грунта. С уменьшением уклона полигоны расширяются, канавки становятся прерывистыми и мелкими. Помимо того, что на такой поверхности существуют резкие градиенты по многим показателям, здесь еще происходит перемешивание грунта, что улучшает минеральное питание растений. Поэтому набор видов здесь весьма пестрый. На голом очень плотном субстрате растут *Astragalus tugarinovii*, *Minuartia arctica*, *Lloydia serotina*, *Pedicularis lanata*, *Hierochloë alpina*, *Salix phlebophylla*, *Dryas octopetala*, *Carex nesophila*. В канавках и по краям пятен селятся *Oxytropis middendorffii*, *O. maydelliana*, *O. nigrescens* subsp. *czukotica*, *Valeriana capitata*, *Salix pulchra*, *S. arctica*, *Anemone sibirica*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Pyrola rotundifolia* subsp. *grandiflora*, *Senecio tundricola*, *Pedicularis capitata*, *Stellaria ciliatosepala*, *Petasites frigidus*, *Hedysarum hedysaroides* subsp. *tschuktschorum*, *Parrya nudicaulis*, *Astragalus alpinus*, *A. umbellatus*, *Saxifraga nelsoniana*, *Poa malacantha*, *Polygonum bistorta* subsp. *ellipticum*, *Arctostaphylos alpina*, *Artemisia furcata*, *Potentilla uniflora*. Район, находящийся в 30 км ниже выхода р. Амгуэмы из гор (самая северная точка на рис. 1), можно принимать как полярно-океанический по климату и ландшафту. Здесь отсутствует кустарниковый тип растительности. Местная флора весьма бедная, и в ней нет ни одного вида, отличавшего бы ее от выше расположенных по реке районов. Однако наличие здесь на песках целого ряда видов, характерных для степоидов, подкрепляет вывод о современном расселении многих из них на восток и север.

К числу расселяющихся на Чукотский п-ов видов принадлежат и другие континентальные виды: *Salix tschuktschorum*, *Saxifraga punctata*, *Pachypleurum alpinum*, *Artemisia kruhsiana*, *Tanacetum bipinnatum*, *Cassiope ericoides*, *Dicentra peregrina* и др. Геосистемы, необходимые для этих видов, существуют в районах, где их еще нет, с давних пор (не меньше 4000 лет с учетом климата, не слишком отличающегося от современного) (Кожевников, 1984, 1985).

Навстречу потоку континентальных мигрантов в океанические районы в наше время происходит встречный поток океанических мигрантов на запад (*Rhododendron camtschaticum*, *Carex nesophila*, *Dodecatheon frigidum*, *Salix chamissonis*, а также виды имеющие в левобережных районах р. Амгуэмы разрыв в ареале). В бассейне р. Амгуэмы прослеживается перекрытие этих встречных потоков. В отличие от видов первого потока для мигрантов на запад в большинстве случаев (или всегда) необходимые геосистемы близ пределов их существования начали формироваться сравнительно недавно, и их расширение происходит и теперь (Кожевников, 1984, 1985). Главные типы таких геосистем — это нивальные и промываемые талыми водами. В восточных, океанических районах бассейна р. Амгуэмы они представлены широко и во множестве вариантов.

Заключение

Флора бассейна р. Амгуэмы насыщена реликтами различных периодов истории (*Lesquerella arctica*, *Erigeron compositus*, *Cryptogramma stelleri*, *Potamogeton subsibiricus*, *Smelowskia calycina* subsp. *integrifolia*, *Potentilla pulviniformis*, *Gentiana propinqua* и др.). Большое число видов этой флоры хорошо отражает своим распространением и ролью в растительном покрове его голоценовые перестройки, связанные с географическим положением районов.

Специфика континентальных районов бассейна р. Амгуэмы включает в себя: наличие древесных форм 7 видов, образующих в благоприятных условиях лесной тип растительности; значительное распространение азиатского индикатора южных тундр *Alnus fruticosa*; низкокустарниковую форму березки тощей, голубики, багульника, восточнее становящихся плагиотропными кустарничками; обилие разнообразных степоидов, многие виды которых расширяют свои ареалы на Чукотке; широкое развитие мощных моховых покровов и низкокустарниковых зарослей, заполняющих большую часть благоприятных местообитаний и обедняющих тем самым флору;

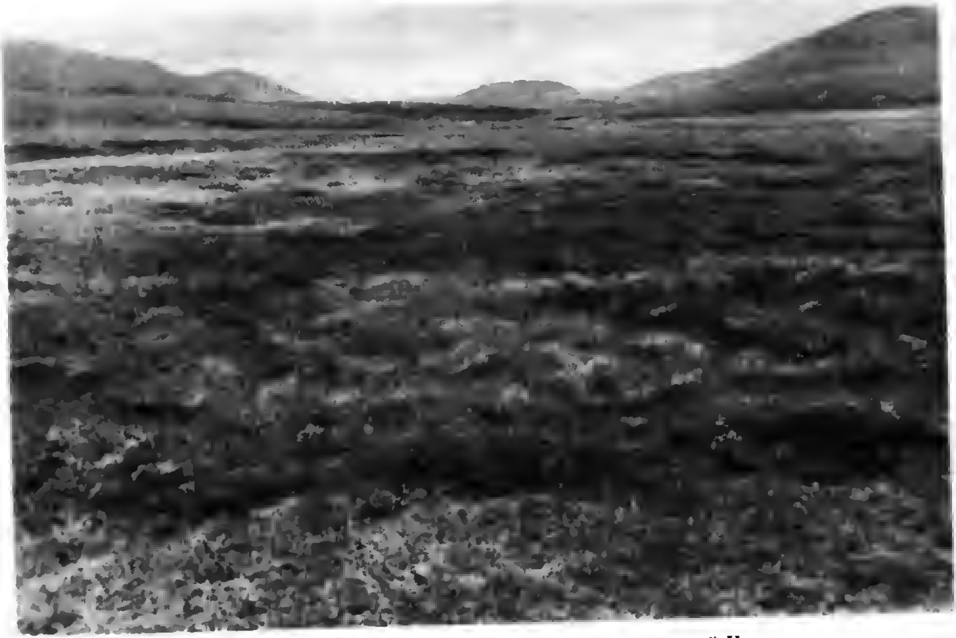


Рис. 4. Бугорковатая тундра, характерная для океанической Чукотки.

наличие целой серии видов, неизвестных в восточных районах; отсутствие луговинно-нивального комплекса; слабая представленность флористически обогащенных нейтрофильных комплексов сырых тундр и болот.

Специфику океанических районов бассейна р. Амгуэмы определяют: наличие преимущественно прирусловых и приозерных ивняков; дробность растительного покрова вследствие морозобойных явлений, а отсюда большое разнообразие бугорковатых (рис. 4), пятнистых, полигональных, солифлюкционно-ступенчатых и прочих тундр; широкое развитие луговинно-нивального комплекса, распадающегося на луговинный и нивальный комплексы; обилие богатой видами нейтрофильной растительности; большие площади горной редкотравной растительности на низких уровнях, на которых в континентальных районах развиты типичные тундры на дерновом слое; отсутствие степоидов при наличии соответствующих экотопов.

Переходная полоса между континентальными и океаническими районами представляет собой экотон, в котором происходит сдвиг на запад границы южных тундр, имеющей крайне дисперсный характер. В результате этого сдвига в расширяющейся подзоне типичных тундр остаются островки южнотундровых комплексов и отдельных биогеоценозов, приуроченные к местообитаниям с менее изменившимися условиями среды. В западной части переходной полосы при соответствующей солярной и ветровой экспозиции в долинах встречаются крупные острова южнотундрового растительного покрова, занимающие нижние части гор и шлейфы. Здесь же в поймах речек среди густых зарослей кустарниковых ив до 2 м выс. обычны древовидные формы тех же ив, а на склонах гор в нижней части обнаруживаются кустарниковые куртины *Betula platyphylla* subsp. *minutifolia*. Восточнее этот вид отсутствует. Близ р. Амгуэмы южнотундровые комплексы, включающие в себя несколько различных биогеоценозов, уже очень редки. Чаще встречаются отдельные биогеоценозы в окружении типичных тундр.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Кожевников Ю. П. Ботанико-географические наблюдения на западе Чукотского полуострова в 1971—1972 гг. // Бот. журн. 1973. Т. 58. № 7. С. 546—554.

Кожевников Ю. П. Флора и экологические условия района Телекайской рощи (Центральная Чукотка) // Бот. журн. 1974. Т. 59. № 4. С. 326—334.

Кожевников Ю. П. Эколого-флористический анализ средней Чукотки. В 3 частях. Деп. ВИНИТИ. 1979. Ч. 1. № 1843. 169 с. Ч. 2. № 1844. 195 с. Ч. 3. № 1845. 229 с.

Кожевников Ю. П. Историческая фитогеография Чукотки. В 3 частях. Деп. ВИНИТИ. 1984. Ч. 1. № 3307. 240 с. 1985. Ч. 2. № 5912. 231 с. Ч. 3. № 5913. 220 с.

Кожевников Ю. П. Геосистемные аспекты растительного покрова Чукотки. Владивосток, 1989. 306 с.

Кожевников Ю. П. Геосистемы северных регионов. Деп. ВИНИТИ. 1993. Ч. 1. 199 с.

Петровский В. В., Плиева Т. В. К флоре восточной части Чукотского нагорья // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 11. С. 1509—1521.

Черепанов С. К. Сосудистые растения СССР. Л., 1981. 509 с.

Юрцев Б. А. Ботанико-географические исследования на Чукотке // Биологические основы использования природы Севера. Сыктывкар, 1970. С. 42—54.

Юрцев Б. А. Проблемы ботанической географии северо-восточной Азии. Л., 1974. 169 с.

Юрцев Б. А. Некоторые вопросы ботанической географии северо-восточной Азии // Бот. журн. 1977. Т. 62. № 6. С. 832—847.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 11 VII 1996

SUMMARY

The vegetational cover of Amguema River basin differentiated into the western (continental) (see fig. 1, *A*) and eastern (oceanic) (see fig. 1, *B*) types with the intermediate stripe between them. The continental characters of the vegetational cover are the following. Seven species of the tree life forms are represented, including those being bushes in oceanic regions; some trees form the forests, like *Chosenia arbutifolia*, or forest-like vegetation, like *Salix boganidensis*; the indicator of the southern tundra type in Asia, *Alnus fructicosa*, forms the thickets in different ecological situation; various *Salix*-thickets and rare *Betula platyphylla*-thickets are represented; such species as *Betula nana* subsp. *exilis*, *Vaccinium uliginosum*, *Ledum palustre* have a life form of low bushes, in more eastern regions they form thickets of heath; there exists the steppe-like vegetation (steppoids); the thick moss cover and the low bush thickets are widespread and occupy the most favorable habitats, which results in the local flora poorness; the large number of the continental species has limits the geographical bounds here; the meadowish-nival complexes are absent; the neutrophilous, species-rich vegetation has the low representation.

The oceanic type of the vegetational cover has the following characters. *Salix*-thickets are encountered only along rivers and lakes and the vegetational cover is comparatively thin. There is a great variety of spotty, polygonal, solifluctional and other tundras as a result of frost boils. The meadowish-nival complexes are widely distributed as are neutrophilous ones, which are especially species-rich. The mountain vegetation develops in the depression of landscape, whereas in continental regions these places are covered by the typical tundras (heath-moss); the steppe-like vegetation is absent and majority of its species also.

The intermediate stripe is characterized by the dominance of the oceanic vegetational cover type with the isles of continental vegetational complexes which have a west-eastern gradient of complexity. It means the retreat of southern tundra zone to more continental conditions.

УДК 069.51 : 582

© Г. Н. Огуреева, В. В. Неронов, М. С. Солдатов, В. Н. Крайнов

РАСТЕНИЯ КИТАЙСКОЙ ФЛОРЫ (ПРОВИНЦИЯ ЮННАНЬ) В ГЕРБАРИИ КАФЕДРЫ БИОГЕОГРАФИИ МОСКОВСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО УНИВЕРСИТЕТА

G. N. OGUREEVA, V. V. NERONOV, M. S. SOLDATOV, V. N. KRAINOV. PLANTS OF CHINESE FLORA (YUNNAN PROVINCE) IN HERBARIUM OF THE BIOGEOGRAPHY DEPARTMENT OF THE MOSCOW STATE UNIVERSITY

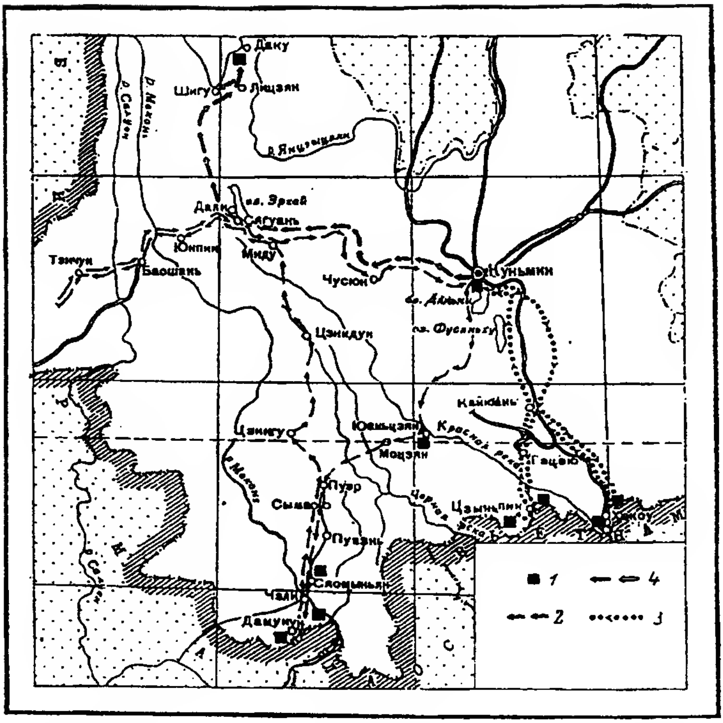
Впервые представлены сведения о коллекции растений из провинции Юннань (КНР), собранных А. Г. Вороновым в 1958—1959 гг. и полученных по обмену из Куньминского университета, хранящейся в гербарии кафедры биогеографии географического факультета Московского государственного университета. Коллекция включает в себя 2200 образцов, относящихся к 195 семействам, 665 родам и 1180 видам цветковых, голосеменных и высших споровых растений. Данные обработки коллекции занесены в электронную базу данных информационной системы FLORIN.

В 1996 г. исполнилось 50 лет с момента основания под руководством В. Н. Сукачева научно-справочного гербария на кафедре биогеографии географического факультета Московского государственного университета (МГУ). К настоящему времени коллекция, по самым общим оценкам, насчитывает более 50 тыс. гербарных листов растений со всего земного шара и подразделена на три отдела: систематический, региональный и обменный фонд. Если же добавить к этому числу неразобранные сборы из фонда кафедры, то общий объем гербария возрастет до 100 тыс. образцов. В 1960-е годы сотрудниками кафедры Н. Я. Таскаевой, Н. Л. Соколовой и З. В. Шкуратенко под руководством А. Г. Воронова была предпринята попытка инвентаризации гербария, и было запланировано создать картотеку всех имеющихся видов с указанием количества гербарных листов и их расположения. К сожалению, эта работа не была завершена полностью, и на сегодня точные данные о количестве хранящихся образцов растений отсутствуют. Именно поэтому в 1996 г. сотрудники и студенты кафедры, понимая важность решения этой задачи, приступили к ее выполнению на новой основе.

Не вызывает сомнения, что рациональное хранение, обработка и анализ научной информации в настоящее время возможны только при использовании новейших компьютерных технологий. Поэтому, приступая к инвентаризации гербария кафедры, авторы выбрали вариант электронной базы данных. На рынке специализированных систем управления базами данных (СУБД) для нашей работы наиболее приемлемой оказалась информационная система FLORIN. Она удобна для поиска и хранения данных по обработке коллекций ботанических садов, гербариев и других учреждений, имеющих дело с большими объемами разнообразной ботанической и прикладной информации. База данных состоит из нескольких независимых блоков: таксономического, географии сборов растений и собственно блока ввода, хранения и обработки гербарных коллекций (в том числе данных по географии и срокам сборов, сведений о коллекторах и порядке расположения гербарных образцов в хранилище).

Одной из целостных коллекций растений, входящей в состав регионального отдела гербария, являются сборы А. Г. Воронова из провинции Юннань (Китайская Народная Республика). Воронов (1960б) работал в Юннаньском университете в 1958—1959 гг.; бóльшая часть растений собрана непосредственно Анатолием Георгиевичем во время учебно-научных экскурсий с ассистентами и аспирантами из различных вузов Китая. Остальные образцы получены кафедрой по обмену: в первую очередь это относится к папоротникам и мхам, а также к гербарию из Тибета, насчитывающему более 1000 образцов тибетской флоры.

Первый этап инвентаризации этой коллекции заключался в просмотре всех гербарных материалов, подсчете числа образцов и занесении в компьютерную базу данных представленных в ней родов цветковых и голосеменных растений. Актуаль-



Маршруты А. Г. Воронова на территории провинции Юннаиь (КНР) в 1958—1959 гг. (по: Воронов, 1960б).

1 — пункты стационарных работ; *2* — 1-й маршрут (ноябрь—декабрь 1958 г.); *3* — 2-й маршрут (январь—февраль 1959 г.); *4* — 3-й маршрут (май—июнь 1959 г.).

ность публикации полученных результатов определяется несколькими причинами. Во-первых, в опубликованных Вороновым с соавторами работах (Воронов, 1960а, б, 1966; Воронов, Малышева, 1962; Воронов, Задворнова, 1965; Воронов, Микляева, 1993) отражены лишь геоботанические, экологические и биоценологические результаты его исследований на этой территории. Вторым стимулом для публикации данного сообщения послужил международный проект «Flora of China», осуществляемый под началом Миссурийского ботанического сада (США) с целью издания новой «Флоры Китая» (Грубов, 1995). Надеемся, что описание маршрутов Воронова и краткая количественная характеристика крупных таксонов, представленных в гербарии кафедры, окажутся полезными для исполнителей этого проекта и заинтересуют ученых-систематиков.

С ботанической точки зрения провинция Юннань интересна тем, что в ее пределах встречаются леса тропического, субтропического и умеренного поясов (Ма Цзи, 1955). Первые распространены преимущественно в ее южной части — долине Красной реки (Хонгха) и нижнем течении р. Ланьцанцзян (Меконг), вторые и третьи — в пределах обширного Юннаньского плато: субтропические — в нижних частях хребтов, а леса умеренного пояса — в средних частях хребтов центральных районов провинции. Геоботанические экскурсии и стационарные полевые работы проводились Вороновым преимущественно на юге провинции — южнее и юго-западнее г. Куньмина (см. рисунок). Его личные записи и опубликованные материалы позволяют вкратце охарактеризовать основные маршруты в пределах провинции Юннань и места наиболее полных сборов растений.

Конец сентября и весь октябрь 1958 г. Воронов посвятил ознакомительным экскурсиям в окр. г. Куньмина, расположенного в широкой межгорной долине на высоте около 1900 м над ур. м. Склоны заняты участками травянистой и кустарниковой растительности, отдельными фрагментами лесных массивов (хвойные, смешанные и широколиственные леса). Из этих мест был собран значительный гербарий, положивший начало китайской коллекции.

Со 2 по 4 ноября 1958 г. Воронов обследовал окр. г. Юаньцзяна в долине р. Хонгха (Красной) (см. рисунок). Гербарные сборы были проведены в пойме реки, на ее береговых склонах, занятых своеобразной ассоциацией древовидного молочая, и во вторичной саванне, простирающейся по близлежащим склонам холмов и гор. В более узких ущельях встречены массивы смешанных муссонных лесов с обилием папоротников и лиан (Воронов, 1960б). 6 ноября, продвигаясь на юг, Воронов посетил г. Моцзян, в окрестностях которого юннаньская сосна сменяется более южной островной (*Pinus insularis*). 7 ноября экспедиция достигла г. Сымао — центра автономного национального округа Сишуаньбанна, несколько южнее которого (у дер. Пувэнь) начинают встречаться первые участки влажного тропического леса. Наконец, 10 ноября участники прибыли в первый пункт стационарных работ, расположенный близ селения Дамунун в долине одноименной реки. Здесь были обследованы довольно значительные участки влажного тропического леса (Воронов, 1969 и др.) и собран большой гербарный материал. Затем участники экспедиции перебрались в окрестности научно-учебной станции Юннаньского университета, расположенной в 35 км к северу от р. Меконг близ селения Сяомыньян, где и продолжили свои исследования в период с 22 ноября по 10 декабря 1958 г. Там была собрана коллекция растений из влажного субтропического леса и саванновых редколесий. В середине декабря 1958 г. Воронов продолжил экскурсию на запад провинции Юннань, посетив города Цзиньгу, Цзиндун, Сягуань и Тенчун. В окрестностях последнего была сделана остановка на несколько дней, во время которой удалось собрать коллекцию растений на склонах вулканического плато. В конце декабря экспедиция вернулась в г. Куньмин.

Следующее путешествие (см. рисунок) началось 5 января 1959 г. и имело целью обследовать южные уезды провинции — Цинпин и Хэкоу. В окр. дер. Юньпинсян и в долине р. Мунлаб с 15 по 22 января были изучены своеобразные леса на известняках. При этом гербарий пополнился новыми видами, включая ксерофильные эпифиты и папоротники (Воронов, Малышева, 1962). С 24 января по 4 февраля А. Г. Воронов посетил уезд Хэкоу, продвигаясь по железной дороге от ст. Кайюань через г. Хэкоу в долины рек Наньси и Сяо-Наньси, где практически закончилась работа экспедиции (Воронов, 1960б).

Последнее путешествие, продолжавшееся с середины мая до середины июня, было предпринято на северо-запад провинции в уезд Лицзян, где в течение целого месяца обследовались склоны горы Юлуншань (см. рисунок). Вершина ее лежит на высоте около 6000 м над ур. м. и имеет современное оледенение. Вороновым были обследованы сосновые боры, покрывающие нижние части склонов, пихтарники из *Abies delavayi*, расположенные на верхней границе леса, а также заросли рододендронов, каменистые осыпи и альпийские луга из видов родов *Festuca* и *Kobresia* в пределах альпийского пояса (Воронов, 1960б). Сборы растений из этого района, хранящиеся в гербарии кафедры, наиболее обширны и отражают флористические особенности всех перечисленных выше высотных поясов растительности.

В результате проведенной нами инвентаризационной работы было установлено, что общее количество гербарных листов растений из провинции Юннань, хранящихся в гербарии кафедры, насчитывает около 2200 образцов и представляет 195 семейств, 665 родов и 1180 видов (340 образцов определено только до рода). Особую ценность представляют несколько типовых образцов папоротников: изотипы *Archangiopteris hokouensis* Ching (2 экз.) и *Cystopteris athyroides* Ching (2 экз.), а также топотипы *Pyrrosia morica* Ching (1 экз.) и *Adiantum fengianum* Ching (1 экз.), полученные в гербарий кафедры по обмену от китайских коллег. Определение всех собранных образцов растений проводилось под руководством профессора Юннаньского университета У Чжен-и, одного из лучших знатоков флоры Южного Китая, и ассистента Чжу Эй-мина.

Флористическое разнообразие цветковых, голосеменных и папоротникообразных растений провинции Юннань оценивается примерно в 12 000 видов, что составляет около 50 % от общего количества видов этих групп в Китае (Воронов, 1960б). Полученные в результате обработки коллекции данные позволили провести краткий сравнительный анализ, показавший достаточную представительность собранного гербария. Спектр 15 крупнейших семейств цветковых и голосеменных растений выглядит следующим образом: *Asteraceqe* (42/73),[1] *Fabaceae* (40/66), *Rosaceae* (23/51), *Poaceae* (41/47), *Lamiaceae* (25/43), *Ranunculaceae* (11/38), *Scrophulariaceae* (12/26), *Polygonaceae* (4/25), *Euphorbiaceae* (12/20), *Ericaceae* (6/19), *Caryophyllaceae* (7/18), *Brassicaceae* (13/17), *Rubiaceae* (13/15), *Saxifragaceae* (5/15), *Campanulaceae* (8/14). Семейства папоротникообразных располагаются в таком порядке: *Polypodiaceae* (7/28), *Dryopteridaceae* (4/25), *Athyriaceae* (5/24), *Aspleniaceae* (2/18), *Selaginellaceae* (1/16), *Platyceriaceae* (2/12), *Pteridaceae* (2/12), *Dipteridaceae* (1/10), *Lycopodiaceae* (1/10), *Thelypteridaceae* (4/7), *Tectariaceae* (4/7), *Cryptogrammaceae* (2/6), *Cheilantaceae* (4/5), *Gleicheniaceae* (1/5), *Lindsaeaceae* (2/4).

Подобное соотношение семейств дает представление о смешанном характере юннаньской флоры, в которой сочетаются, с одной стороны, признаки бореальных (высокое положение *Asteraceae*, *Rosaceae*, *Ranunculaceae*), с другой — древнесредиземноморских (*Fabaceae*, *Brassicaceae*), а с третьей — тропических (присутствие *Dipterocarpaceae*, *Melastomataceae*, *Zingiberaceae* и др.) флор. Высокое флористическое разнообразие провинции Юннань во многом обусловливается ее пограничным положением между тропической и субтропической зонами, а также наличием здесь горных массивов с присущим им спектром высотных поясов, начиная от лесных в нижних частях склонов и заканчивая альпийскими лугами высокогорий. Все это способствует теснейшему переплетению таежных бореальных, гималайских и арктических элементов флоры.

Особое значение подобные геоморфологические черты имеют для представителей папоротникообразных, обнаруживающих здесь чрезвычайно высокое разнообразие, несмотря на сравнительно малое обилие в сообществах. Благоприятный режим влажности воздуха наряду с высокой степенью освещенности создает оптимальные условия для существования самых разнообразных жизненных форм папоротников на скалистых субстратах в нижних лесных частях склонов. Подобные субтропические леса с изобилием папоротников сохранились в полосе конденсации туманов на склонах гор в уезде Цзинпин (Воронов, 1960б). На альпийских высотах или на выходах карбонатных пород встречаются арктические и бореальные виды, например *Cystopteris fragilis* и др. Специфическая папоротниковая флора характерна и для низменных открытых местообитаний — окраин дорог и вырубок. Здесь встречаются представители сем. *Gleicheniaceae*, виды родов *Lygodium*, *Cyathea*, а также высокий *Cibotium barometz*.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Воронов А. Г. Биоценологические наблюдения в субтропических лесах Юньнани (КНР) // Сб. работ по геоботанике, ботанической географии, систематике растений и палеогеографии. М., 1960а. С. 61—78.

Воронов А. Г. Год в Юньнани (биогеографические заметки) // Вестн. Москов. ун-та. Сер. геогр. 1960б. № 3. С. 60—66.

Воронов А. Г. О некоторых производных фитоценозах субтропиков // Тр. МОИП. 1966. Т. 27. С. 70—83.

Воронов А. Г. К познанию размещения растительности тропических стран в зависимости от влияния факторов географической среды // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1969. Т. 74. Вып. 5. С. 75—84.

Воронов А. Г., Задворнова Л. В. Влияние рельефа на распределение субтропических лесов Юньнани (КНР) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1965. Т. 70. Вып. 2. С. 55—66.

---

[1] В скобках обозначено число родов и — через косую черту — видов.

Воронов А. Г., Малышева Т. В. Тропические леса на известняках Юньнани (КНР) и происхождение эпифитов // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1962. Т. 67. Вып. 3. С. 146—147.

Воронов А. Г., Микляева И. М. Субтропические вечнозеленые леса Китая // Вестн. Москов. ун-та. Сер. геогр. 1993. № 5. С. 79—86.

Грубов В. И. (Рец.). «Флора Китая. Т. 17. 1994» // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 7. С. 116—119.

Ма Цзи. Леса Китая // Леса и почвы Китая. М., 1955. С. 17—93.

Московский государственный
университет им. М. В. Ломоносова

Получено 14 IV 1997

SUMMARY

The information on the A. G. Voronov's collection of plants from Yunnan province collected in 1958—1959 and kept in the Herbarium of the Biogeography Department of the Moscow State University is presented for the first time. This collection includes 1180 species, 665 genera and 195 families of higher spore-bearing, conifer and broadleaved plants. Routes of A. G. Voronov and periods of plants collection in different regions of Yunnan province are given. The preliminary analysis indicates the complex character of Yunnan flora including features of boreal flora (high frequency of the *Asteraceae*, *Rosaceae*, *Ranunculaceae*) on the one hand and of ancient mediterranean flora (*Fabaceae*, *Brassicaceae*) on the other, and tropical flora (the presence of the *Dipterocarpaceae*. *Melastomataceae*, *Zingiberaceae*) on the still other. The information on collection processing has entered the electronic database of the information system FLORIN.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 005.576.16 : 582.949 (571.63)

© П. Г. Горовой, Р. В. Дудкин

НОВЫЙ ВИД РОДА *THYMUS* (*LAMIACEAE*) ИЗ ПРИМОРСКОГО КРАЯ

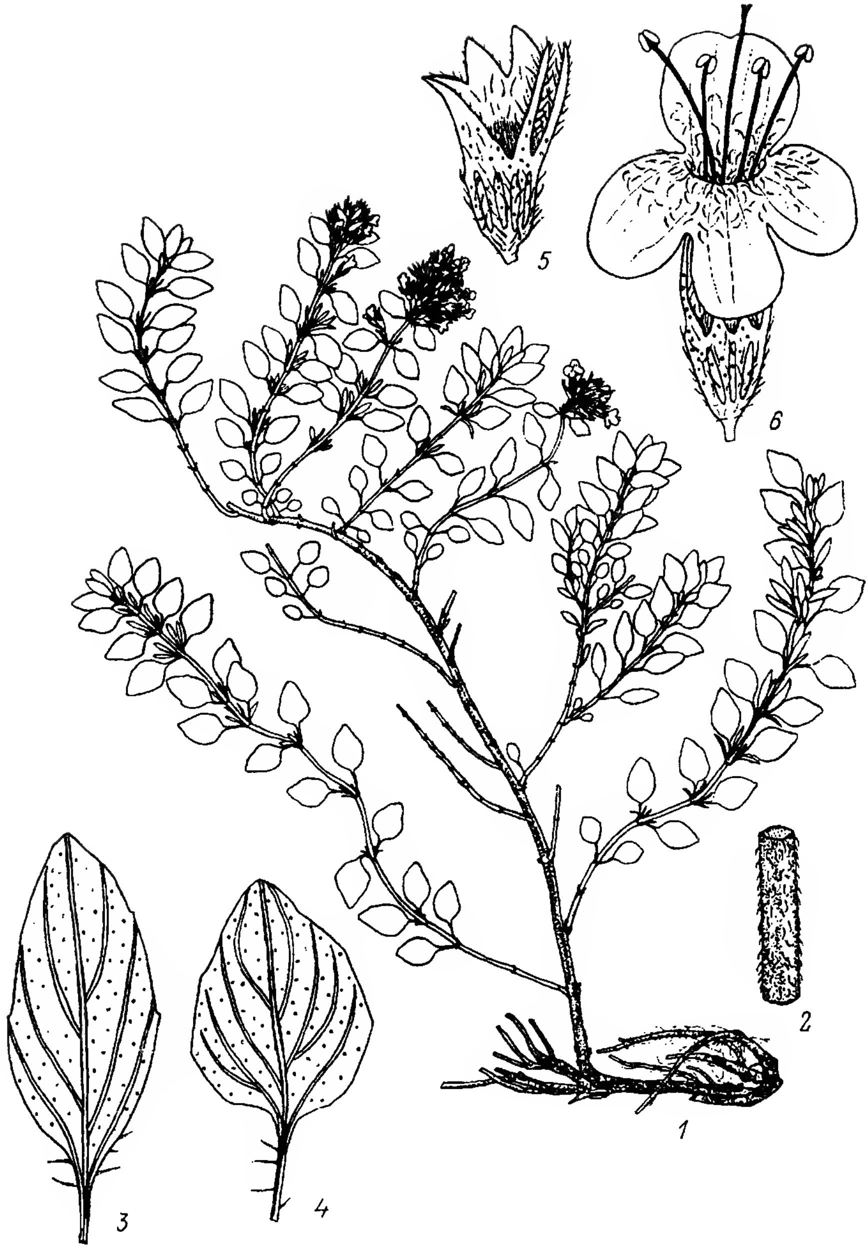
P. G. GOROVOY, R. V. DUDKIN. A NEW SPECIES OF THE GENUS *THYMUS* (*LAMIACEAE*)
FROM PRIMORSKY TERRITORY

Описан новый вид *Thymus nakhodkensis*, произрастающий на известняках ляодунской свиты в окр. г. Находка (Приморский край); приведена история изучения тимьянов на Дальнем Востоке.

Род *Thymus* L. на Дальнем Востоке изучается около 150 лет. В первых публикациях о флоре Амурского (Maximowicz, 1859), Уссурийского (Regel, 1861) и Сахалинского (Schmidt, 1868) регионов указывается только один вид *T. serpyllum* L. В. Л. Комаров (1905—1907) при исследовании гербарных образцов, собранных Н. М. Пржевальским на побережье оз. Ханка, описал новую разновидность *T. serpyllum* var. *przewalskii* Kom., которую Т. Nakai (1921) возвел в ранг вида *T. przewalskii* (Kom.) Nakai, и эти два вида (*T. serpyllum* и *T. przewalskii*) отмечены в «Определителе растений Дальневосточного края» (Комаров, Клобукова-Алисова, 1932). При подготовке к изданию 21-го тома «Флоры СССР» М. В. Клоков (1954а) в специальной статье описал с Дальнего Востока 13 новых видов. Большинство этих новых таксонов распространено на северо-востоке Приморского края, в бассейне р. Амур и в Магаданской обл. Во «Флоре СССР» (Клоков, 1954б) для Дальнего Востока указывается уже 15 видов рода *Thymus*, а в отечественных флористических сводках, опубликованных в 1966—1995 гг. (Воробьев и др., 1966; Ворошилов, 1966, 1982, 1985), количество видов дальневосточных тимьянов варьирует в пределах 5—6. Резкое увеличение видового состава *Thymus* произошло при составлении сводки «Сосудистые растения советского Дальнего Востока» (1995). Из 13 видов, описанных Клоковым (1954а), в эту сводку «перекочевало» 10 видов, описано 7 новых, а общее число (с 1 заносным) доведено до 23. Большинство видов, приведенных здесь, считаются эндемиками, а некоторые известны только из locus classicus.

На фоне такого обилия сходных по морфологическим признакам видовых таксонов *Thymus* на российском Дальнем Востоке обнаружение нового вида может показаться сомнительным и спорным, особенно при ситуации, когда для смежных территорий (Япония, п-ов Корея, Китай) указываются 1 вид рода *Thymus* (Ohwi, 1965; Flora..., 1993; Lee, 1993), 4 (Kitagawa, 1979) и 11 (Huang, 1977). Специфика дальневосточных тимьянов проявляется в строгой приуроченности некоторых видов к известнякам или песчаным берегам оз. Ханка.

При изучении флоры известняков Приморского края мы пытались выявить видовой состав кальцефилов на обнажениях разного геологического возраста. На выходах известняковых пород ляодунской свиты (Геология СССР, 1969) в окр. г. Находка в 1995 г. наше внимание привлек широколиственный тимьян, который начинал цвести в середине июля. Примерно в 20 км севернее г. Находка (окр. с. Екатериновка) на известняках чандалазской свиты распространен *T. komarovii* Serg., и цветение его заканчивается в первой половине июня. Изучение морфологических признаков образцов растений, собранных в окр. г. Находка, и сравнительное исследование строения листовой пластинки дальневосточных тимьянов показали, что



Thymus nakhodkensis.

1 — общий вид растения, *2* — часть стебля, *3* — лист генеративного побега, *4* — лист вегетативного побега, *5* — ч
шечка, *6* — цветок. (*Рисунок выполнен С. А. Волковой.*)

кальцефильный тимьян, произрастающий на известняках ляодунской свиты, относится к новому виду.

Приводим его описание.

Thymus nakhodkensis Gorovoi et Dudkin sp. nov.[1]

Suffruticulus humilis. Radix sicut rhizoma lignosa, flexuosa. Caules numerosi, quadranguli, laevigati, 5—12 cm alt., fuscescentes, basi curvatim ascendentes, simplices, pilis numerosis brevibus, curvatis, et reclinatis densissime tecti. Folia densa, utrinque glandulis sessilibus punctatis vestita, supra pilis brevibus vestita, subtus glabra, nervis conspicue prominentibus; petiolis 3—5 mm lg. sicut folia basi marginibus pilis longis tectis; laminae foliorum inferiorum late ovatae vel rhomboideae, 8—12 mm lg., et 7—8 mm lt., marginibus 2—4 dentatae superiorum lanceolatae, 7—10 mm lg. et 4—5 mm lt., petiolis nullis vel 1—2 mm lg. Inflorescentiae apice caulium dispositae, subcapitatae. Flores 6—8 mm lg.; calyx 5—6 mm lg., bilabiatus, utrinque pilis longis densissime tectus, denticulis labii inferioris linearibus acutatis, labii superioris triangularibus acutatis, omnibus margine longe ciliatis, fauce pilis longis obstructa; corolla lilacino-rosea, bilabiata, intus et extus pilosa et glandulosa, e calyce valde exserta; stylus rectus, stigmate breviter bifurcato, e corolla vix exserto. Nuculae ellipsoidales, glabrae. Fl. VII.

Typus: «Russia, Oriens Extremus, Prov. Primorskensis, prope urbem Nakhodka, paeninsula Trudni, ad oram sinus Musatovi, in clivis rupestribus calcareis. 21 VII 1995 R. V. Dudkin» (LE).

Affinitas. A *T. komarovii* Serg., cui affinis est, pubescentia caulis densa, necnon forma et magnitudine foliorum differt.

Habitat in clivis rupestribus calcareis.

Низкий полукустарничек. Корень, как и корневище, деревянистый, извилистый. Стебли многочисленные, четырехугольные, сглаженные, 5—10 (12) см выс., буроватые, у основания изогнуто приподнимающиеся, простые, покрытые многочисленными короткими, изогнутыми и вниз отклоненными волосками. Листья густо расположены на побегах, с обеих сторон с сидячими точечными железками, на верхней стороне с очень короткими волосками, снизу голые с заметно выступающими жилками; черешки 3—5 мм дл., как и края оснований листьев с редкими длинными 1.0—1.5 мм дл. волосками; листовые пластинки нижних листьев широкояйцевидные или ромбические, 8—12 мм дл. и 7—8 мм шир., по краям с 2—4 зубцами; верхние листья ланцетовидные, 7—10 мм дл. и 4—5 мм шир., сидячие или с черешками 1—2 мм дл. Соцветия расположены на верхушках стеблей, почти головчатые. Цветки 6—8 мм дл.; чашечка их 5—6 мм дл., двугубая, с обеих сторон опушенная длинными волосками; зубчики нижней губы линейные, верхней — треугольные, заостренные, по краю длинноресничатые; зев чашечки внутри с венцом из длинных волосков; венчик лилово-розовый, внутри и снаружи опушенный и с железками, двугубый, из чашечки сильно выступающий; столбик прямой, рыльце двураздельное, из венчика едва выступающее (см. рисунок). Орешки эллиптические, голые.

Тип: «Россия, Приморский край, окр. г. Находка, п-ов Трудный, берег бухты Мусатова, на известняках. 21 VII 1995, Р. В. Дудкин» (LE).

Родство. От близкого вида *Thymus komarovii* Serg. отличается опушением стебля, формой, размерами и опушением листьев.

Растет на известняковых скалах.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект 96-04-50994).

---

[1] Вид описан из окр. г. Находка, что и отражено в его названии.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Воробьев Д. П., Ворошилов В. Н., Горовой П. Г., Шретер А. И. Определитель растений Приморья и Приамурья. М.; Л., 1966. 490 с.

Ворошилов В. Н. Флора советского Дальнего Востока. М., 1966. 478 с.

Ворошилов В. Н. Определитель растений советского Дальнего Востока. М., 1982. 672 с.

Ворошилов В. Н. Список сосудистых растений советского Дальнего Востока // Флористические исследования в разных районах СССР. М., 1985. С. 139—200.

Геология СССР. Приморский край. М., 1969. 216 с.

Клоков М. В. Новые виды рода *Thymus* L. в СССР // Ботан. матер. Гербария БИН АН СССР. 1954а. Т. 16. С. 293—318.

Клоков М. В. Род Тимьян — *Thymus* L. // Флора СССР. М.; Л., 1954б. Т. 21. С. 470—590.

Комаров В. Л. Флора Маньчжурии. СПб., 1905—1907. Т. 3. Вып. 1, 2. 853 с.

Комаров В. Л., Клобукова-Алисова Е. Н. Определитель растений Дальневосточного края. 1932. Т. 2. Л., 674 с.

Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л., 1995. Т. 7. 394 с.

Flora of Japan / Ed. by K. Iwatsuki, T. Yamazaki, D. Boufford, H. Ohba. Tokyo, 1993. 482 p.

Huang Y.-ch. Thymus Linn. // Flora Reipublicae Popularis Sinicae. Beiing, 1977. Vol. 66. P. 250—259.

Kitagawa M. Neo-Lineamenta Florae Manshuricae. Vaduz, 1979. 715 p.

Lee T. B. Illustrated flora of Korea. Seoul, 1993. 990 p.

Maximowicz C. J. Primitiae Florae Amurensis. St.-Petersburg, 1859. 504 p.

Nakai T. Labiatae Coreanae // Bot. MMag. (Tokyo). 1921. N 419. P. 191—205.

Ohwi J. Flora of Japan. Washington, 1965. 1066 p.

Regel E. Tentamen florae Ussuriensis. St.-Petersburg, 1861. 228 s.

Schmidt Fr. Reisen im Amur-Lande und auf der Insel Sachalin. St.-Petersburg, 1868. 227 S.

Тихоокеанский институт
биоорганической химии ДВО РАН
Владивосток

Получено 30 XII 1997

УДК 005.576.16 : 582.662 (575.4)

Бот. журн., 1998 г., т. 83, № 6

© Д. Курбанов

НОВЫЙ ВИД РОДА *IRIDODICTYUM* (*IRIDACEAE*) ИЗ ТУРКМЕНИСТАНА

D. KURBANOV. A NEW SPECIES OF THE GENUS *IRIDODICTYUM* (*IRIDACEAE*) FROM TURKMENISTAN

Описан новый вид *Iridodictyum kopetdaghense* из Туркменистана.

При сборе гербария между Центральным и Западным Копетдагом весной 1997 г. мы собрали очень интересное растение из сем. *Iridaceae*, которое определили как новый вид. Далее приводим его описание.

Iridodictyum kopetdaghense Kurbanov sp. nov. — Herba perennis bulbosa. Bulbus oblongus 2.0—2.5 cm in diam., tunica exteriore minute reticulata, fructificatione atrofusca. Folia vaginata 2—3, sub anthesi 12—15 cm longa, laminis anguste linearibus non quadrangulatis; apicibus haud corneis. Pedunculus sub anthesi ad 1.5—2.0 cm altus, post anthesin tantum multo elongatus, ad 7—8 cm longus. Perigonii tubus 3.5—4.0 cm longus, atro-violaceus, lobis externis limbo macula intense aurea «ocello» medio notato. Capsula cylindrica, manifeste costata, subduplo longiori, quam lata. Semina oblongo-ovalia, atro-grisea, 3.5 mm lata, 5 mm longa, arillo obsoleto. Partes hypogaeae juventute squamis reticulato-fibrosis vestitae, fructificatione exeunte squamae vetustae bulbillis accrescentibus diruptae.

Typus: «Turcomania, Kopetdagh Occidentalis, 10 km ad meridiem a pago Garaul, ad nives deliquescentes, in declivibus argillosis, inter Junipereta collucata 200 m s. m., 6 IV 1997, fl., fr., D. Kurbanov, N. Czerepova, V. Czerepov» (LE).

Affinitas. Species *I. reticulato* (Bieb.) Rodionenko affinis, sed foliis anguste linearibus haud quadrangulatis, sub anthesi minoribus, post anthesin ad 40—48 cm longis (nec 7—12 cm longis), capsulis brevioribus, subduplo (nec 2—4 plo) longioribus quam latis differt.

Distributio. Turcomania, Kopetdagh Occidentalis.

Многолетнее травянистое растение с луковицей. Луковица продолговатая, 2.0—2.5 см в диам. Наружная оболочка мелкосетчатая, у плодоносящих луковиц темно-бурая. Листья, выходящие из влагалищ, в количестве 2—3, при цветущей луковице — 12—15 см дл.; их узколинейные пластинки не четырехгранные; верхушки их не роговые. Цветонос при цветении не превышает 1.5—2.0 см, только по окончании цветения значительно удлиняется, достигая 7—8 см дл. Трубка околоцветника 3.5—4.0 см дл., темно-фиолетовая; отгиб наружных долей околоцветника с ярко заметным золотисто-желтым пятном-«глазком» посередине. Коробочка цилиндрическая, заметно ребристая, ее длина менее чем в 2 раза превышает ширину. Семена продолговато-овальные, темно-серые, 3.5 мм шир., 5 мм дл., со слабо выраженным присемянником. В молодом состоянии подземные органы одеты в сетчато-волокнистые чешуи. В конце фазы плодоношения старые чешуи разрываются молодыми нарастающими луковицами-детками.

Тип: «Туркменистан, Западный Копетдаг, в 10 км к югу от села Гараул, у тающего снега, на глинистых склонах среди арчевых редколесий, 2000 м над ур. м., 6 IV 1997, цв., пл., Д. Курбанов, Н. Черепова, В. Черепов» (LE).

Родство: Вид близок к *I. reticulatum* (Bieb.) Rodionenko, но отличается от него рядом признаков: узколинейными листьями без четко заметных 4 граней, более короткими коробочками (длина превышает ширину не более чем в 2 раза, в то время как у *I. reticulatum* длина коробочек превышает их ширину в 2—4 раза). Кроме того, листья нового вида в период цветения уступают по размерам листьям *I. reticulatum*, но в постфлоральный период усиливают свой прирост, достигая 40—48 см дл. (а не 7—12).

Распространение: Туркменистан, Западный Копетдаг.

Есть основание считать, что при изучении *I. kopetdaghense* в культуре у него будут обнаружены дополнительные отличительные признаки.

Выражаю глубокую признательность в установлении нового вида проф. Г. И. Родионенко.

Институт ботаники с Центральным
ботаническим садом АН Туркменистана
Ашхабад

Получено 24 X 1997

УДК 582.951.6 (235.223)
Бот. журн., 1998 г., т. 83, № ⁝

© Н. В. Степанов

О НОВОМ ПОДВИДЕ *AEGOPODIUM PODAGRARIA* (*APIACEAE*) ИЗ ЮЖНОЙ ЧАСТИ КРАСНОЯРСКОГО КРАЯ

N. V. STEPANOV. ON A NEW SUBSPECIES OF *AEGOPODIUM PODAGRARIA* (*APIACEAE*) FROM THE SOUTH PART OF THE KRASNOYARSK TERRITORY

Приведено описание нового для науки подвида

Сныть обыкновенная *Aegopodium podagraria* L. имеет обширное евросибирское распространение. Ее сплошной ареал на востоке захватывает Алтай (Крылов, 1935). Еще восточнее вид представлен лишь изолированными фрагментами ареала, достигающими р. Енисей (Черепнин, 1963). Впервые для правобережья р. Енисей *A. podagraria* был указан К. Н. Игошиной (1954): осинник у д. Прутовой южнее г. Енисейска. Другое местонахождение, значительно более южное (низкогорья Западного Саяна, Китаева гора, 350 м над ур. м.), было приведено позднее Д. И. Назимовой и Е. А. Шварцем (1984). По нашим данным, оно представляет собой молодой, антропогенно возникший осинник на месте черневого пихтарника. Следует отметить, что растения этой популяции по исследованным признакам (набор хромосом, анатомо-морфологические особенности) оказались сходными с растениями из восточной части основного ареала вида (г. Новосибирск). На Китаевой горе сныть произрастает в нарушенном сообществе у края лесопитомника Ермаковского лесхоза. По устному сообщению Д. И. Назимовой, эта популяция, представленная на сегодняшний момент пятном размером 10 × 15 м, происходит от ограниченного числа особей. Совместно со снытью здесь произрастает ряд неморально-реликтовых аборигенных видов: *Dryopteris filix-mas*,[1] *Galium krylovii*, *Brunnera sibirica*, *Euphorbia lutescens* и др. В настоящее время трудно сделать однозначное заключение о характере данного местонахождения. По нашему мнению, этот участок представляет собой несомненный научный интерес, и организация здесь памятника природы местного значения «Сныть европейская» вполне оправданна: это юго-восточный форпост распространения типового подвида, ограниченный от западных участков ареала дизъюнкциями.

Ряд местонахождений, слабо нарушенных деятельностью человека или не нарушенных вовсе, где в обилии произрастает сныть, был обнаружен в низкогорной полосе Западного Саяна в 1986—1997 гг. Н. А. Степановой и В. С. Степановым (междуречье Кебежа и Киндырлыка: Осиновские косогоры и в окр. д. Григорьевки (рис. 1)). К настоящему времени известно 12 локальных участков площадью от 100 до 10 000 м^2, занятых своеобразной расой (как показано ниже) *A. podagraria*. Бо́льшая часть из них приурочена к бассейну Безымянного ключа — правому притоку р. Осиновки (система р. Кебеж—р. Оя—р. Енисей). Все обнаруженные участки находятся в пределах пограничной полосы между светлохвойно-лесным и темнохвойно-лесным (черневым) высотными поясами растительности северного макросклона горной системы исключительно на водораздельных или склоновых пространствах.

В новых местонахождениях сныть оказалась фитоценотически приуроченной к сосновым и смешанным лесам с участием *Betula pendula*, *B. platyphylla*, *Populus tremula*, *Pinus sylvestris*, *P. sibirica* и *Abies sibirica*. Здесь, как и в черневых лесах Западного Саяна, выражен хорошо развитый подлесок из *Salix caprea*, *Viburnum opulus*, *Ribes nigrum*, *Sambucus sibirica*, *Rubus idaeus*, *Sorbus sibirica* и др. В травяном покрове присутствуют многочисленные представители неморального широкотравья: *Brunnera sibirica*, *Galium odoratum*, *G. krylovii*, *Dryopteris filix-mas*, *Festuca gigantea*, *Epilobium montanum* и ряд других. Максимального обилия (70—100 % проективного покрытия) достигают, как правило, сныть, *Matteuccia struthiopteris*, *Pteridium aquili-*

---

[1] Латинские названия растения приведены по сводке С. К. Черепанова (1995).

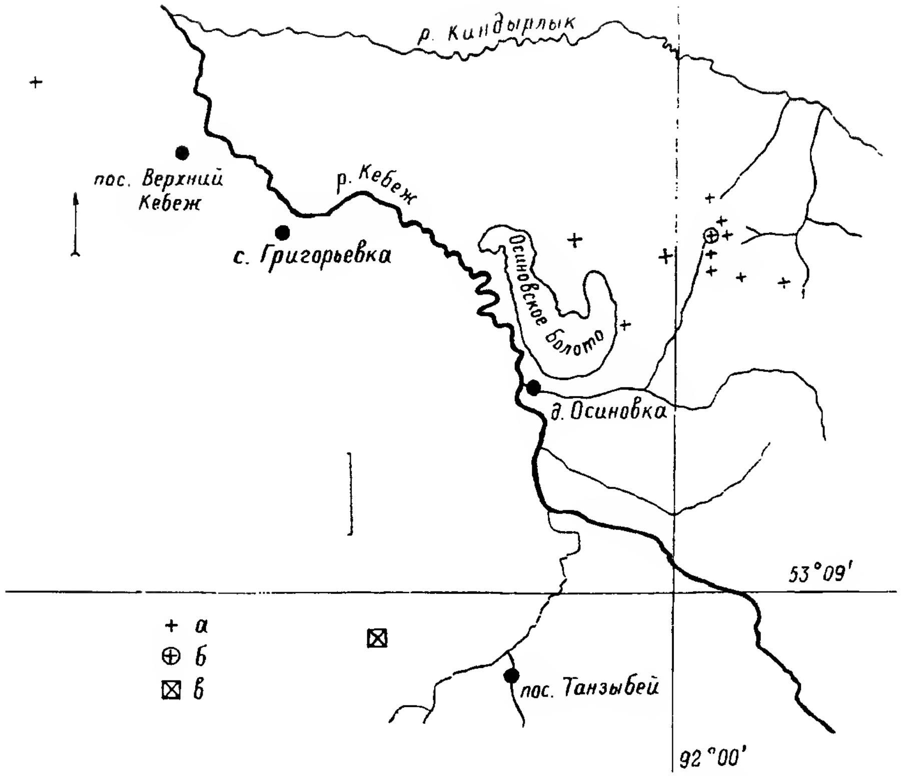


Рис. 1. Местонахождения *Aegopodium podagraria* subsp. *nadeshdae* на юге Красноярского края (*а*); в том числе классическое местонахождение (*б*); местонахождение *A. podagraria* subsp. *podagraria* на Китаевой горе (*в*) (по: Назимова, Шварц, 1984).

Масштабная линейка — 2 км.

num, *Brachypodium pinnatum* и *Calamagrostis arundinacea*. К наиболее постоянным спутникам сныти из трав в исследованных пунктах кроме упомянутых неморальных видов могут быть отнесены: *Bupleurum aureum*, *Aconitum septentrionale*, *Galium boreale*, *Euphorbia lutescens*, *Cirsium helenioides*, *Athyrium monomachii*, *Hieracium umbellatum*, *Lilium pilosiusculum*, *Lathyrus gmelinii*, *Pulmonaria mollissima*, *Filipendula ulmaria*, *Crepis sibirica*, *Heracleum dissectum*, *Thalictrum minus* s.l., *Pleurospermum uralense*, *Urtica galeopsifolia*, *U. sondenii*.

Первые кариологические исследования западносаянских растений (Осиновские косогоры, верховья Безымянного ключа) были осуществлены Е. Н. Муратовой (Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН). В результате было выяснено, что взрослые растения представляют собой исключительно редкую диплоидную ($2n = 22$) расу. Факт диплоидности сныти примечателен тем, что на протяжении всего своего ареала, исключая несколько крайних западных пунктов (Пиренейский п-ов и др.), растение имеет только тетраплоидный набор хромосом ($2n = 40, 42, 44$) (Хромосомные..., 1969; Крогулевич, Ростовцева, 1984; Числа хромосом..., 1990, и др.). Позднее нами также было проведено кариологическое исследование на пророщенных семенах саянской расы сныти. Проростки оказались анеуплоидами, очевидно восходящего ряда — $2n = 38, 39$ (Степанов, Муратова, 1995). Природу данного явления объяснить без специальных исследований весьма затруднительно. Возможно, это связано с особенностями проращивания семян либо с недостаточно отработанной методикой подготовки проростков данной расы сныти для кариологического изучения.

Кроме кариологической специфики западносаянская сныть отличается своими крупными размерами (рис. 2) по сравнению с относительно низкорослыми европей-

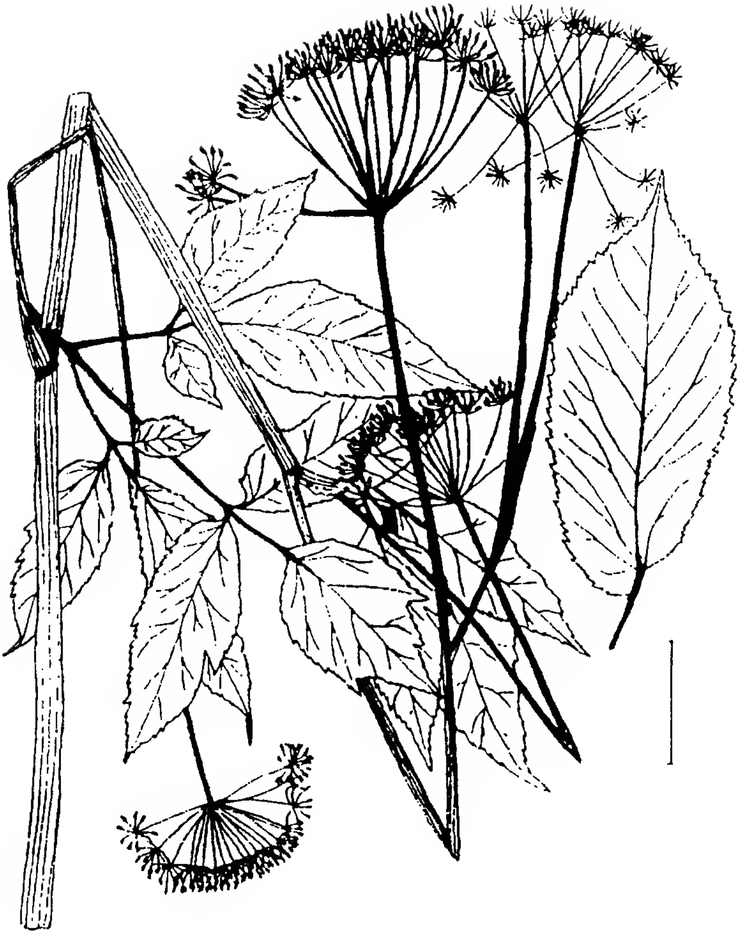


Рис. 2. *Aegopodium podagraria* subsp. *nadeshdae*.

Масштабная линейка — 5 см.

скими и западносибирскими расами (Крылов, 1935; Шишкин, 1950; Смирнова, 1974; Hegi, 1975; Тюрина и др., 1976, и др.).

Учитывая существенные трудности в таксономии зонтичных (*Apiaceae*), довольно богатых конвергентно сходными видами, мы провели исследование и сравнение различных географических рас *Aegopodium podagraria* по таксономически значимым карпологическим и петиолярным признакам (Матюшенко, 1949; Тамамшян, 1952; Кикнадзе, 1962; Пименов, 1970, 1985; Лаврова и др., 1982; Пименов и др., 1982; Лунина, 1984; Сацыперова, 1984). Наблюдения проводились и за интродуцированными растениями.

Петиолярная анатомия саянской расы оказалась сходной с таковой типичной *Aegopodium podagraria*. Различия имели количественный характер (рис. 3, *9—11*). Поперечная структура мерикарпиев была более специфична: в межреберных ложбинках сохраняются секреторные канальцы (рис. 3, *1—8*), в то время как у *A. podagraria* s. str. они отсутствуют.

Согласно опубликованным данным (Крылов, 1935; Шишкин, 1950; Смирнова, 1974; Hegi, 1975; Пименов, 1996, и др.) по *A. podagraria* s. str., а также фактам, полученным нами, расы сныти различаются главным образом количественно (табл. 1). Тем не менее нет затруднений в их определении, так как амплитуды варьирования

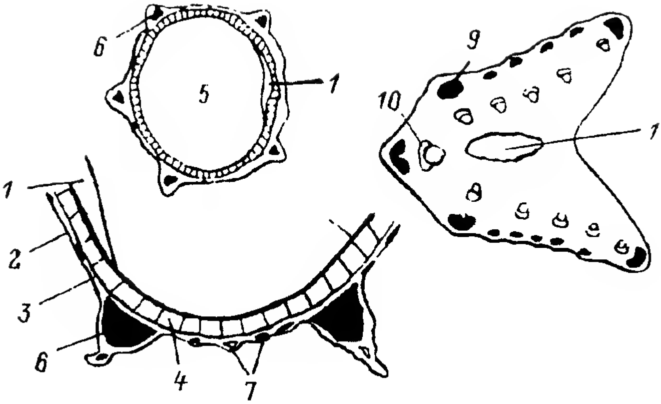


Рис. 3. Анатомическая структура мерикарпия (*1—8*) и черешка прикорневого листа (*9—11*) *Aegopodium podagraria* subsp. *nadeshdae*.

1 — комиссура, *2* — экзокарпий, *3* — мезокарпий, *4* — эндокарпий, *5* — эндосперм, *6* — краевое ребро, *7* — межреберные секреторные канальцы, *8* — семенная оболочка, *9* — колленхима, *10* — проводящий пучок, *11* — центральная полость.

признаков почти не перекрываются. Стабильный характер морфологической изменчивости саянской расы, сохраняющийся и в условиях культуры (наблюдения 1987—1997 гг.), можно продемонстрировать на примере параметров прикорневых листьев (табл. 2).

Полученные данные позволяют предполагать, что мы имеем дело с особым внутривидовым таксоном сныти обыкновенной, которому мы придаем подвидовой ранг. Так как диагноз был опубликован в относительно малодоступном издании (Степанов, 1994), ниже воспроизводим его описание на латинском и русском языках.

Aegopodium podagraria L. subsp. *nadeshdae* Stepanov, 1994, Флороген. анал.: 99. — *A. podagraria* L. subsp. *tanzybeense* Stepanov in herb., nom. provis., invalid.

Planta longe rhizomatosa. Rhizoma 5—9 mm in diam. Caulis 110—180 cm altus. Folia radicalia longipetiolata (petiolis 43—66 cm longis), late triangulata, 2-ternata vel pinnata, lamina 23—36 cm longa, 39—68 cm lata, subtus puberula, segmentis 11.5—19.5 cm longis, 6—12 cm latis. Umbella terminalis 11—19 cm in diam radiis 20—25 fere glabris, laterales minores, in numero 2—5. Involucri phylla inaequalia, ovata, linearia vel pinnatisecta, in numero (0) 1—5, 1—35 mm longa, post anthesin caduca. Involucelli phylla linearia, 1.5—10.0 mm longa in numero 1—5. Mericarpia 3—5 mm longa, vittis in valleculis 2—4.

Typus: «Prov. Krasnoiarsk, distr. Ermakovskij, in viciniis pagorum Tanzybei et Osinovka, Osinovskie Kosogory (terra interamna fl. Bolschoj Kebesh et fl. Kindyrlyk), ad fontes rivuli Bezymiannyi, silva mixta (Populus tremula + Pinus sylvestris) filicoso-aegopodiosa (Matteuccia struthiopteris + Aegopodium podagraria), 2 VIII 1990, N. V. Stepanov» (NS, isotypi — LE, NS, MW, KRAS, KGU).

Affinitas. A subspecie typica dimensionibus majoribus, involucri et involucelli phyllis, vittis vallecularum, compositione chromosomatum somatica (2n = 22, (38, 39) nec 42, 44) differt.

Subspecies haec ad honorem collectoris primi N. A. Stepanovae nominata est.

Растение длиннокорневищное. Корневище 5—9 мм в диам. Стебли 110—180 см выс. Прикорневые листья длинночерешковые (черешки 43—66 см дл.), широкотреугольные, 2-тройчатые или перистые. Пластинка листа 23—36 см дл. и 39—68 см шир., снизу коротко опушенная. Сегменты листа 11.5—19.5 см дл. и 6—12 см шир.

Верхушечный зонтик 11—19 см в диам., с 20—25 почти голыми лучами. Боковые зонтики мельче, в числе 2—5. Обертка из (0) 1—5 неравных листочков от овальной до линейной или перистой формы, 1—35 мм дл., по отцветании опадающих. Обер-

ТАБЛИЦА 1

Сравнение подвидов *Aegopodium podagraria*

Признак	subsp. *podagraria*	subsp. *nadeshdae*
Диаметр корневища, мм	3—4	4—9
Высота растения, см		
минимальная	50	100
максимальная	110	200
Размеры прикорневых листьев, см		
длина листовой пластинки	10—25	23—36
длина доли листа	4—12	10—20
ширина доли листа	1.5—7.0	5—11
Диаметр верхушечного зонтика, см	7—9	11—19
Обертка	Отсутствует, редко из 1—3 листочков	Из (0) 1—5 листочков
Оберточка	Отсутствует	Из 1—5 листочков

точки линейные, 1.5—10.0 мм дл., в числе 1—5. Мерикарпии 3.0—4.5 мм дл., с 2—4 секреторными канальцами в межреберной ложбинке.

Тип: «Красноярский край, Ермаковский р-н, окр. пос. Танзыбей и д. Осиновки. Осиновские косогоры (междуречье рек Кебеж и Киндырлык), верховья Безымянного ключа, смешанный лес (Populus tremula + Pinus sylvestris) папоротниково-снытевый (Matteuccia struthiopteris + Aegopodium podagraria), 2 VIII 1990, Н. В. Степанов» (NS, изотипы — LE, NS, MW, KRAS, КГУ).

Родство. От типового подвида отличается крупными размерами, наличием оберток, оберточек и секреторных канальцев в ложбинках мерикарпиев, соматическим набором хромосом (2n = 22 (38, 39), не 2n = 42, 44).

Подвид назван в честь его первого коллектора Н. А. Степановой.

ТАБЛИЦА 2

Изменчивость признаков прикорневых листьев *Aegopodium podagraria* subsp. *nadeshdae* в классическом местонахождении (n = 58)

Признак	Амплитуда изменчивости, см	Среднее арифметическое *M*	Среднее квадратичное отклонение σ	Коэффициент вариации *V*
Длина черешка	43—66	54.41	5.42	9.97
Длина листовой пластинки	23—36	30.09	3.49	11.16
Ширина листовой пластинки	39—68	51.01	6.03	11.82
Длина базального бокового сегмента	12.0—19.5	16.34	1.82	11.13
Ширина базального сегмента	6.0—10.5	7.78	1.31	16.85
Длина терминального сегмента	11.05—19.00	14.77	1.60	10.82
Ширина терминального сегмента	6.0—12.5	8.61	1.45	16.78

Известно, что полиплоидизация имеет адаптивное значение: растения лучше приспосабливаются к неблагоприятным условиям (Бреславец, 1963; Грант, 1984; Дмитриева, Парфенов, 1991, и др.). При этом у полиплоидов несколько подавляется семенное и начинает доминировать вегетативное размножение. Учитывая выраженность семенного размножения у саянской расы сныти в коренных фитоценозах, ее диплоидность и сравнительно низкие адаптивные возможности, мы склонны рассматривать *A. podagraria* L. subsp. *nadeshdae* как достаточно древнее, реликтовое образование. Этот подвид, по-видимому, наиболее близок к исходной, предковой форме *A. podagraria*. В условиях Южной Сибири мы относим его к неморальным реликтам третичного возраста.

В заключение выражаю искреннюю благодарность сотрудникам Института леса им. В. Н. Сукачева СО РАН Д. И. Назимовой и Е. Н. Муратовой за оказанные содействие и помощь в проведении исследований.

Исследования, положенные в основу статьи, выполнены при финансовой поддержке Красноярского краевого фонда науки (грант № 5F0048).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бреславец Л. П. Полиплоидия в природе и опыте. М., 1963. 364 с.

Грант В. Видообразование у растений. М., 1984. 528 с.

Дмитриева С. А., Парфенов В. И. Кариология флоры как основа цитогенетического мониторинга. Минск, 1991. 231 с.

Игошина К. Н. Новинки для флоры Енисейского кряжа // Бот. мат. Гербария БИН АН СССР. 1954. Т. 16. С. 16—28.

Кикнадзе Г. С. Таблицы для определения родов зонтичных (*Umbelliferae* Moris) СССР по листьям и черешкам. Новосибирск, 1962. 64 с.

Крогулевич Р. Е., Ростовцева Т. С. Хромосомные числа цветковых растений Сибири и Дальнего Востока. Новосибирск, 1984. 287 с.

Крылов П. Н. Флора Западной Сибири. Вып. 8. *Geraniaceae* — *Cornaceae*. Томск, 1935. С. 1819—2088.

Лаврова Т. В., Пименов М. Г., Тихомиров В. Н. Анатомия черешка как источник таксономической информации в группе *Ligusticea* (*Umbelliferae* — *Apioidea*) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1982. Т. 87. Вып. 1. С. 99—111.

Лунина Г. А. Новые данные об изменчивости некоторых признаков анатомического строения черешка у представителей семейства *Umbelliferae* // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1984. Т. 89. Вып. 1. С. 82—88.

Матюшенко А. Н. Значение строения черешков для систематики растений (на примере семейства зонтичных) // Работы Науч. студ. о-ва. Воронеж, 1949. С. 35—45.

Назимова Д. И., Шварц Е. А. Новое местонахождение *Aegopodium podagraria* (*Apiaceae*) в Красноярском крае // Бот. журн. 1984. Т. 69. № 8. С. 1100—1101.

Пименов М. Г. Анатомическое строение черешка видов рода *Angelica* L. и возможность его использования в систематике рода // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1970. Т. 75. Вып. 3. С. 66—76.

Пименов М. Г. Строение плодов и таксономическое положение *Peucedanum salinum* (*Umbelliferae*) // Бот. журн. 1985. Т. 70. № 11. С. 1492—1494.

Пименов М. Г. Семейство *Apiaceae*, или *Umbelliferae* — Сельдерейные, или Зонтичные // Флора Сибири. Новосибирск, 1996. Т. 10. С. 123—194.

Пименов М. Г., Остроумова Т. А., Томкович Л. П. Структура черешков кавказских видов семейства *Umbelliferae* // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1982. Т. 87. Вып. 3. С. 57—75.

Сацыперова И. Ф. Борщевики флоры СССР — новые кормовые растения. Л., 1984. 224 с.

Смирнова О. В. Сныть обыкновенная // Биол. флора Москов. обл. М., 1974. С. 131—141.

Степанов Н. В. Флорогенетический анализ (на примере северо-восточной части Западного Саяна). Ч. 1. Ключ для определения семейств и конспект флоры. Красноярск, 1994. 108 с.

Степанов Н. В., Муратова Е. Н. Числа хромосом некоторых таксонов высших растений Красноярского края // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 6. С. 114—116.

Тамамшян С. Г. К вопросу о таксономической ценности черешка в семействе зонтичных // Бот. журн. 1952. Т. 37. № 1. С. 77—80.

Тюрина Е. В., Гуськова И. Н., Валуцкая А. Г. Зонтичные Южной Сибири как материал для интродукции. Новосибирск, 1976. 254 с.

Хромосомные числа цветковых растений. Л., 1969. 928 с.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 992 с.

Черепнин Л. М. Флора южной части Красноярского края. Вып. 4. // Уч. зап. Красноярск. пед. ин-та. Красноярск, 1963. Т. 24. С. 3—270.

Числа хромосом цветковых растений флоры СССР. *Aceraceae — Menyanthaceae*. Л., 1990. 509 с.

Шишкин Б. К. Сем. Зонтичные — *Umbelliferae* // Флора СССР. М.; Л., 1950. Т. 16. С. 36—648.

Hegi G. DXXVII. *Aegopodium* L. // Illustrierte Flora von Mitteleuropa. Berlin; Hamburg, 1975. Bd 5. T. 2. S. 1212—1216.

Красноярский государственный
университет

Получено 6 X 1997

УДК 582.739

Бот. журн., 1998 г., т. 83, № 1

© Phan Ke Loc

ON THE GENUS *GRASPEDOLOBIUM* (*LEGUMINOSAE*)

ФАН КЕ ЛОК. О РОДЕ *CRASPEDOLOBIUM* (*LEGUMINOSAE*)

The morphological features of *Craspedolobium schochii* are studied. Its new synonyms and area of distribution are given.

The genus *Craspedolobium* with a single species *C. schochii* was described by H. Harms (1920—1921) based on specimens collected from Mengtze, at about 2000 m a. s. l. (Henry 9241A in flowers and 9241C in fruit), and from Yunnanfu, at about 1800 m a. s. l. (western valley, Schoch 261, and between Schilungpa and Tasungshu, Schneider 382), all in Central Yunnan prov. Later they were also found in southern Sichuan and western Guizhou (Wei, 1994). Up to now there was no information on its existence outside China, in neighbouring countries such as Vietnam and Laos (Lock, Heald, 1994). Therefore, they were considered as endemic to the south west of China (Hutchinson. 1964; Geesink, 1981, 1984; List..., 1983) and belonged to areal type endemic to China (Wu, 1991).

Being an independent genus *Craspedolobium* Harms has some characters similar to some genera in the same tribe *Millettieae* as well as in other ones. It is not easily recognizable without ripe fruit. The specimen «Mc Gregor 948» (E) with a young pod was identified by C. Niyomdham as *Derris* sp., for example. In the original description Harms (1920—1921) noticed that its fruit is *Millettia*-liked but winged and *Derris*-liked, but dehiscent, its 3-foliolate leaves with asymmetric lateral leaflets suggest relationship with *Spatholobus* Hassk., from which it differs in fruit. R. Geesink (1984) added that its calyx is also hairy inside, as in *Kunstleria* Prain and in some species of *Spatholobus* Hassk. But he did not know whether the pods contain more than 2 seeds and leaves always 3-foliolate. Morever, he suggested that this genus is intermediate between *Millettieae* and *Phaseoleae—Glycininae* (Geesink, 1984). This explained why Niyomdham (1992) has shifted *Pueraria rigens* Craib, one of the new synonyms of *Craspedolobium schochii* Harms, to the genus *Millettia* Wight et Arn. and made the new combination — *M. rigens* (Craib) Niyomdham.

The author during his visit to several herbaria in 1993—1994 (BK, BKF, BM, E, K and P) examined the type specimens of *Craspedolobium schochii* Harms as well as of *Millettia unijuga* Gagnep. and of *Pueraria rigens* Craib. Some other specimens collected outside China and under different names were also found. Only few collections are extant in European herbaria as noticed by Geesink (1984). Recently, in May and in August, 1996, the author had the opportunity to examine a very rich collection in flower and in fruit of *Craspedolobium schochii* Harms in the Herbarium of the Kunming Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences (KUN) collected in China, mostly from different localities of Yunnan prov., some from Sichuan, Guizhou and Guangxi prov.

The examination of these collections contributed some new data on the morphology and distribution of this genus and species.

Craspedolobium Harms, emend.

1920—1921, Repert. Spec. Nov. Regni Veg. 17 : 135; Hutch. 1964, Gen. Fl. Pl. 1 : 372; Geesink, 1981, Adv. Leg. Syst. 1 : 256; id., 1984, Scala Millett.: 87, pl. V: 35; Yakovlev, 1991, Leg. Earth: 94.

Semi-woody small liana. Leaflets 3, lateral ones opposite, asymmetric. Stipules and stipellae present. Flowers in axillary pseudoracemes and terminal pseudoraceme or pseudopanicle; brachyblasts warty, with 4—7 flowers. Bracts shorter than the corresponding flower buds. Bracteoles present. Flowers 10—12 mm long. Hypanthium indistinct. Calyx hairy on both faces, with 4 lobes, the upper one two-tipped, the lower one longest, forming a cover for the corolla in bud. Petals approximately equal in length. Wings free from the keel. Stamens 10, diadelphous. Disk absent. Ovary stiped; ovules 5—8, usually 6. Pod thin woody, flat, with a short wing on the upper suture, dehiscent. Seeds (1) 2—5 (8), kidney-shaped and flat.

Type species: *C. schochii* Harms.

This monotypic and little-known genus is peculiar especially by characters of its leaves and pods. Among the genera of the *Millettieae* Miq. it is closest to *Millettia* Wight et Arn. but the pod is winged, and to *Derris* Lour. but the pod is dehiscent. It is similar to *Spatholobus* Hassk. because of the 3-foliolate leaves with two asymmetric lateral leaflets but it differs by the higher number of ovules and by the position of the seeds in the pod. It is also similar to *Pueraria* DC. but it differs by the pod characters.

Craspedolobium schochii Harms, emend.

1920—1921, Repert. Spec. Nov. Regni Veg. 17: 135. — *Millettia unijuga* Cagnep. 1913, Notul. Syst. (Paris), 2: 365; id. 1916, Fl. Gen. Indoch. 2: 387; Lock et Heald, 1994, Leg. Indoch.: 95, non Z. Wei, 1985, Acta Phytotax. Sin. 23, 4: 281, fig. 8: 1—3; id. 1994, Fl. Reip. Pop. Sinicae, 40: 191, fig 58: 1—8 (Type: «Laos, Xieng Khouang, Spire 446», P!); syn. nov. — *Pueraria rigens* Craib, 1927, Bull. Misc. Inform. Kew: 380. — *Millettia rigens* (Craib) C. Niyomdham, 1992, Nordic Journ. Bot. 12: 339; Van der Maesen, 1994, in Sorensen M. (ed.), Proc. 1 st. Intern. Rub., Leg., Symp. Guadeloupe, F. W. I.: 81. (Type: «Thailand, Sukhothai (Sukotai), Kao Luang, 1100 m, on rocks, Kerr 5924» BK!, BM!), syn. nov.

Liana about 2 m long. Young twig cylindrical, tawny or ferrugineous hairy, punctulate. Leaf rachis 1.5—5.0 cm long; basal part of rachis 1—4 cm long, slender, appressed, hairy as petiolules. Leaflets 3—8 (11) by 1.5—6.0 (8) cm, papery, ovate to elliptic, apex largely obtuse to rounded as base but mucronate, glabrescent above, hairy beneath; lateral leaflets asymmetric. Secondary nerves 4—6 pairs, prominent beneath. Petiolules 4—8 mm long. Stipules ovate, apex acute, c. 2 mm long, blackish, hairy outside, callous at base, persistent. Stipullae c. 1 mm long. Inflorescence is a terminal pseudopanicle or pseudoraceme, spike-like associated with axillary pseudoracemes, 10—30 cm long, densely flowered, towny hairy as ramuscules, pedicels and outer face of bracts, bracteoles and calyx cup. Lateral branches 2—4, 6—15 cm long. Brachyblasts 2—3 mm long, with 4—7 flowers from base to the apex. Pedicels c. 3 mm long, with two bracteoles at top. Bracts similar to bracteoles, narrowly triangular-obtuse, 1—2 mm long, caducous. Flowers purple or violet. Calyx campanulate; cup c. 3 by 4 mm, 4 teeth unequal, c. 1.8—2.2 mm long tawny hairy outside, silvery hairy inside as upper part inside of the cup. Petals glabrous. Standard largely ovate, cordate at base with two short and reflexed auricles, emarginate at apex. Wing blade obovate-oblong with two small auricles at base, rounded at apex. Keel blade truncate at base, obtuse at apex, ciliate at upper margin. Ovary linear, densely

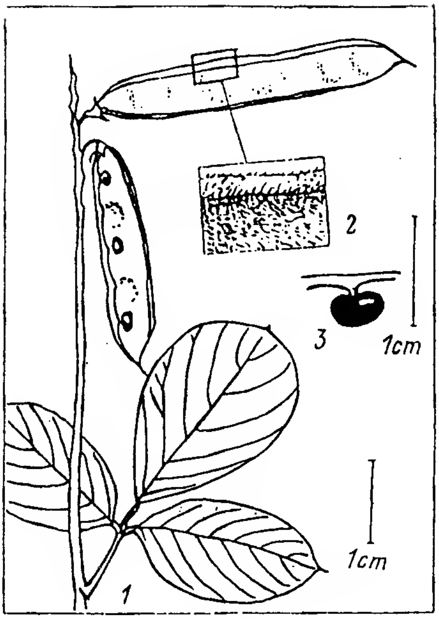


Fig. 1. *Craspedolobium schochii* (drawn by Pham Van Quang).

1 — branch bearing leaves and ripe pods; 2 — upper part with wing of ripe pods (external face); *3* — attachment of the seed in pod (Handel-Mazzetti 993, K).

sericeous; stipe glabrous, c. 1.5 mm; style glabrous, shorter than the rest of the pistil. Pod thin woody, narrowly elliptic or oblanceolate-linear, up to 4—8 × 0.8—1.2 cm, flat, slightly convex around seeds, tawny sericeous, margins slightly thickened, dehiscent; beak 3—5 mm long and acute; wing 1—2 mm large. Seeds 6—7 × 3.3—4.5 × 1.5 mm, blackish, smooth and shiny; hilum central (fig. 1).

Lectotype: China, Yunnan, Mengtze, at about 2000 m a. s. l., Henry 9241C (K!), assigned here.

Distribution. North Myanmar; North Thailand; North Laos; South West and South China.

Habitat and ecology. Among scattered shrubs, on open rocky slopes. Altitude (750) 1000 to 2400 (2800) m. a. s. l., mostly in subtropical region, rarely in tropical zone.

Notes

1. The most characteristic features of this genus and this species are: a) leaflets from the vegetative sphere of plant are constantly 3, lateral leaflets opposite and asymmetric; b) flowers in axillary pseudoracemes and terminal pseudoraceme or pseudopanicle; c) calyx hairy on both sides; d) stamens diadelphous; e) ovules 5—8, usually 6 (never up to 10 as described by F. Gagnepain for *Millettia unijuga*, new synonym of this species); f) pod thin woody, flat, with a short wing on the upper suture and dehiscent; g) seeds (1) 2—5 (8), kidney-shaped and flat.

2. *Millettia unijuga* Gagnep. and *Pueraria rigens* Craib (= *Millettia rigens* (Craib) Niyomdham) are both known up to now only by the type collections, that only bear flowers or young fruits. All characters of their vegetative parts, inflorescences and flowers are the same those *Craspedolobium schochii* Harms, therefore these species have been reduced to synonymy. According to A. Schot (1994: 5) the status of *Millettia unijuga* Gagnep. remained doubtful. But the discussion of Schot was based only on two heterogeneous sources of information of Gagnepain (true *M. unijuga*) and of Z. Wei (1985), deduced after his description and figure: lateral leaflets symmetric, inflorescens in panicles and pods distinctly inflated. Wei's plant is incontestably another species than *M. unijuga* Gagnep., belonging in my opinion to the genus *Callerya* Endl., likely to *C. cinerea* (Benth.) Schot.

3. The known area of this species is now larger than before, to 99°30′ E in the west and 105°30′ E in the east, to 17°00′ N in the south and 28°30′ N in the north (fig. 2). *Craspedolobium* Harms and its species *C. schochii* Harms are endemic to the East-Asian Region of the Holarctic floristic kingdom.

Vernacular name. Kua Khao Kênh Khou (Laotien).

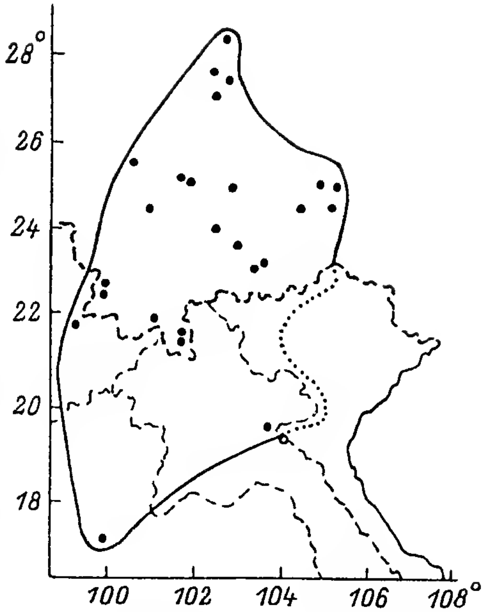
Specimens examined.

Myanmar: Shan States, McGregor 948 (E).

Thailand: Sukhothai (Sukotai), Kao Luang, 1100 m, Kerr 5924 (BK, BM).

Laos: Xieng Khouang, between M. Seng and la Sala Barthélémy, Poilane 16965 (P); Spire 446 (P).

Fig. 2. Distribution of *Craspedolobium schochii.*



China. Sichuan, Mienning, Mafang shan, T. T. Yu. 17760 (KUN); Sichung, T. T. Yu 2063 (KUN); West Sichuan Exp. 996 and 2335 (KUN); Pugu District Exp. 5459 (KUN); Miyi, Qinghai-Xizang Exp. 11966 (KUN). Yunnan, Tali, S. A. Liou. 13607, 14531, 16366, 16469, 18369 (KUN); Mengtze, Henry 9241, 9241A, 9241C (K); Handel-Mazzetti 993 (K); S. T. Li 121 (KUN); Chuhsiung, Wan Lin Ti Chi, M. K. Li 249 (KUN); Yunnan-Sikiang Exp. s. n. (KUN); Gingtung, Minlo, M. K. Li 1683 (KUN); Shihping Hsien, H. T. Tsai 53360 (KUN); Shuangjiang, J. S. Xin 772 (KUN); Oshan Hsien, H. T. Tsai 53530 (KUN); Oshan Exp. 501, 740 (KUN); Lufeng Hsien, H. T. Tsai 53637 (KUN); Chuhsiung, Totsu, M. K. Li 249 (KUN); Chingtung, M. K. Li 1383, 1608 (KUN); Chingtung, Minlo, M. K. Li 1683 (KUN); vicinity of Kunming, K. M. Feng 10110 (KUN); Z. H. Yang 101177 (KUN); Yunnan-Sikiang Exp. s. n. (KUN); Nanchiao, C. W. Wang 75149 (KUN); Cheli Sheau-meng-yang, C. W. Wang 75879 (KUN); Mengla, Yennyeh Hsien, C. W. Wang 80695, 80842 (KUN); Yan shan, Lokoutzai, C. W. Wang 84091 (KUN); Yanshan, Hsien Tan, C. W. Wang 8444 (KUN); Pingbien Hsien, mau mau tou, C. W. Wang 81810 (KUN); Pingbien Hsien, H. T. Tsai 62360 (KUN); Fohai, C. W. Wang 74396, 77114, 77208 (KUN); Menglien, Menglien Exp. 9484, 9585 (KUN); Xishuangbanna (Menglung), P. I. Mao 7002, 7309 (KUN); G. D. Tao et al. 16769; Gengma, S. T. Li 858 (KUN); Guizhou, Xingyi, Z. S. Zhang et Y. T. Zhang 6311 (KUN); Anlong, B. Q. Zhong 1665 (KUN); Guangxi, Lunglin, Chang 10291 (KUN).

Acknowledgements. The author expresses his sincere thanks to the Curators of BK, BKF, BM, E, K, KUN, and P and their staff for all facilities.

LITERATURE CITED

Craib W. G. XLIII. Contributions to the Flora of Siam // Additamentum XXIII. Bull. Misc. Inform. 1927 (1927). P. 380—381.

Gagnepain F. Especes nouvelles de *Millettia* // Notul. Syst. (Paris). 1913. Vol. 2. P. 365.

Gagnepain F. Millettia unijuga Gagnep. // Flore generale de l'Indo-Chine. Paris, 1916. Vol. 2. P. 387.

Geesink R. Tribe 6. *Tephrosieae* (Benth.) Hutch. // Advances in legume systematics 1. Ed. by R. M. Polhill, P. H. Raven. New York, 1981. P. 256.

Geesink R. Scala Millettiearum // Leiden Botanical Series. 1984. Vol. 8. P. 87. Tab. V, 35.

Harms H. Einige Leguminosen aus China // Repert. Spec. Nov. Regni Veg. 1920—1921. Bd 17. S. 135—137.

Hutchinson J. The genera of flowering plants. 1. *Papilionaceae* — *Craspedolobium.* Oxford, 1964. 372 p.

List of plants in Xishuangbanna // Yunnan Institute of Tropical Botany, Academia Sinica. 1983. P. 165.

Lock J. M., Heald J. Legumes of Indo-China. A check-list. Kew, 1994.

Niyomdham C. Notes on Thai and Indo-Chinese *Phaseoleae* (*Leguminosae* — *Papilionoideae*) // Nordic J. Bot. 1992. Vol. 12. P. 339—346.

Schot A. M. A revision of *Callerya* Endl. (including *Padbruggea* and *Whitfordiodendron* (*Papilionaceae*: *Millettieae*) // Blumea. 1994. Vol. 39. N 1-2. P. 5.

Van der Maesen L. J. G. Revision of the genus *Pueraria* DC. with some notes on *Teylen* Backer (*Leguminosae*) // Agric. Univ. Wageningen Papers. 1985. Vol. 85. N 1. P. 1—132.

Van der Maesen L. J. G. Pueraria, the kudzu and relatives. An update of the taxonomy // Proc First International Symposium of tuberous legumes, Guadeloupe, 21—24 April 1992. 1994 P. 55—86.

Wei Z. A revision of the Chinese *Millettia* (*Papilionoideae*) // Acta Phytotax. Sin. 1985. Vol. 23 N 4. P. 281.

Wei Z. Leguminosae (2)—*Papilionoideae*. 1. *Sophoreae—Indigofereae* // Fl. Reip. Pop. Sinicae Beijing, 1994. Vol. 40. P. 191.

Wu C.-Y. The areal-types of Chinese genera of seed plants // Acta Bot. Yunnan. 1991. Suppl. IV. P. 42.

Yakovlev G. P. Legumes on the Earth. Leningrad, 1991. 141 p.

Vietnam National University
Hanoi

Получено 8 XII 1997

РЕЗЮМЕ

В результате монографического изучения монотипного рода *Craspedolobium* Harms выяснены его наиболее характерные особенности: лист состоит из трех листочков, боковые из которых отчетливо асимметричны; пазушные цветки образуют соцветия типа ложной кисти или ложной метелки; чашечка опушена по внутренней и внешней поверхностям; тычинки двубратственные; боб тонкий, деревянистый, плоский, крылатый по сутуральному шву, с (1)2—5(8) семенами. Более позднне назваиия — *Millettia unijuga* Gagnep. и *Pueraria rigens* Craib (=*Millettia regens* (Craib) Niyomdham) — являются синонимами единственного вида рода — *Craspedolobium schochii* Harms. Уточнена область его современного распространения, охватывающая, по современным данным, сев. Мьянму (Бирму), сев. Таиланд, сев. Лаос, юго-зап. Китай (южн. Сычуань, зап. Гуйчжоу, зап. Гуанси).

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 582.344.12 (470.22)

© А. И. Максимов, Т. А. Максимова

ПЕРВАЯ НАХОДКА *FISSIDENS PUSILLUS* (*FISSIDENTACEAE*, *MUSCI*) В КАРЕЛИИ

A. I. MAKSIMOV, T. A. MAKSIMOVA. THE FIRST RECORD OF *FISSIDENS PUSILLUS* (*FISSIDENTACEAE*, *MUSCI*) IN KARELIA

Впервые в Карелии найден неморальный мох *Fissidens pusillus*. Приведено подробное описание анатомо-морфологических признаков вида. Рассмотрены его экология и особенности географического распространения.

Fissidens pusillus (Wils.) Milde относится к группе очень мелких листостебельных мхов сем. *Fissidentaceae*, размеры которых составляют 2—5(8) мм. Вид распространен в Европе, северной Африке, Азии и Северной Америке (Савич-Любицкая, Смирнова, 1970; Bruggeman-Nannenga, Nyholm, 1986). В России *F. pusillus* встречается в европейской части на юго-востоке (Ignatov, Afonina, 1992), в центре (Хмелев, Попова, 1988) и один раз отмечен в Республике Коми на Среднем Тимане (Железнова, 1994). На сопредельных с Россией территориях вид произрастает в странах Балтии, в Украине, Молдове (Ignatov, Afonina, 1992) и в южных частях Фенноскандии (Bruggeman-Nannenga, Nyholm, 1986). По последним данным, *F. pusillus* указывается для средней и северной частей Финляндии, примыкающих или близко расположенных к Карелии (Virtanen, Muotka, 1993; Koponen et al., 1995).

Знакомство со статьей финских бриологов R. Virtanen и T. Muotka (1993), в которой довольно детально описывается экология вида и приводятся прекрасные фотографии с изображением *F. pusillus* на крупнозернистых камнях, омываемых водой, побудило нас к целенаправленным поискам растения в Карелии. Тщательные бриологические исследования изобилующего камнями русла р. Лососинки в районе так называемого Кургана в зеленой зоне г. Петрозаводска в октябре 1995 г. увенчались находкой *F. pusillus*. Вид был собран на 3 крупных камнях. Камни (архейские граниты с вкраплениями полевого шпата) оказались значительно выветренными, с большим количеством трещин и трещинок, которые придавали им как бы крупнозернистую структуру. При активном выветривании этих гранитов происходит выделение кальция и натрия, в результате чего поверхность камней становится слабощелочной и обогащенной основаниями (Ю. Й. Сыстра, устное сообщение). Таким образом, в Карелии, как и на севере Финляндии (Virtanen, Muotka, 1993), *F. pusillus* является кальцефильным видом.

Объем вида *F. pusillus* и близких к нему видов *F. gracilifolius* Brugg. et Nyh., *F. crassipes* Wils. ex B. S. G. и *F. rufulus* B. S. G. понимается нами в соответствии с положениями, изложенными в работах скандинавских бриологов (Bruggeman-Nannenga, Nyholm, 1986; Kartunen, 1986; Koponen et al., 1995). M. A. Bruggeman-Nannenga и E. Nyholm (1986) в ключе для определения видов *Fissidens* в качестве важнейших диагностических признаков приводят наличие или отсутствие в листьях каймы, размеры клеток спинного крыла, величину архегониев, ширину основания зубцов перистома, размеры спор. Большое внимание уделяется отношению растений к условиям увлажнения и типу субстрата.

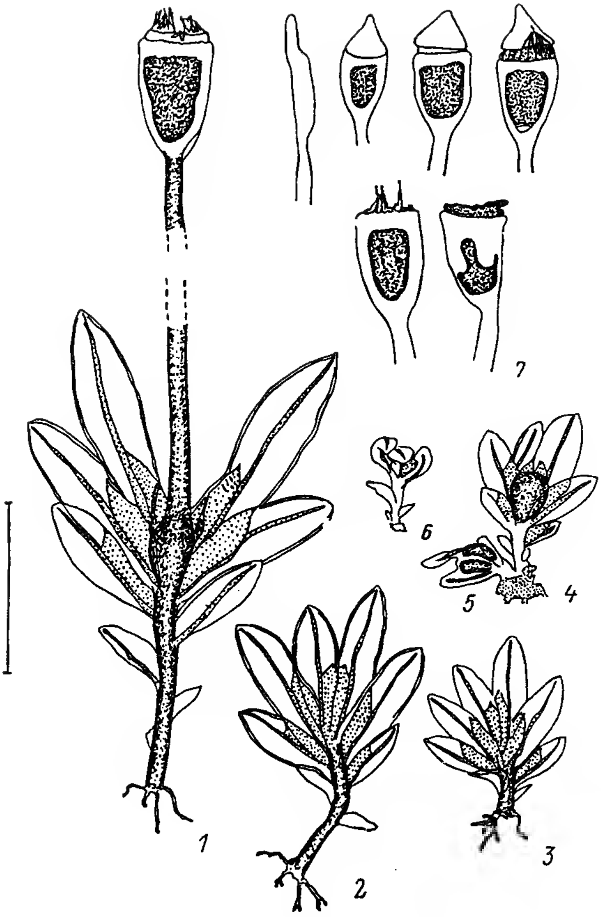


Рис. 1. Внешний вид растений *Fissidens pusillus*.

1, *2* — женские растения: *1* — со спорогоном и двумя архегониями в основании ножки, *2* — хорошо развитый вегетативный побег; *3*—*6* — мужские растения: *3* — хорошо развитое без антеридиев, *4* — хорошо развитое с антеридиями на верхушке, *5* — карликовое с антеридиями на верхушке, *6* — карликовое почковидное без антеридиев; *7* — коробочки (ориг.). Масштабная линейка — 1 мм.

Изученные нами растения из р. Лососинки по большинству анатомо-морфологических признаков совпадали с описаниями *F. pusillus*, приведенными Л. И. Савич-Любицкой, З. Н. Смирновой (1970) и Bruggeman-Nannenga, Nyholm (1986). Однако растения из Карелии имели более тупые или слегка заостренные листья, иногда красно-бурую кайму, жилку и частично стенки клеток. Красно-бурая окраска некоторых растений, скорее всего расположенных выше поверхности воды, возможно, связана с осенним изменением цвета пигмента при низких температурах и условиями сильной инсоляции на камнях в центре реки. Для карельских растений также характерна преимущественно 1—2-слойная кайма, резко заканчивающаяся перед верхушкой листа и практически сразу же сменяющаяся на квадратные клетки.

Поскольку *F. pusillus* впервые обнаружен на территории Карелии, имеет некоторые особенности строения, а также в связи со скудностью информации о виде в отечественной литературе (Савич-Любицкая, Смирнова, 1970; Ignatov, Afonina, 1992) приводим полное описание изученных растений (рис. 1, 2).

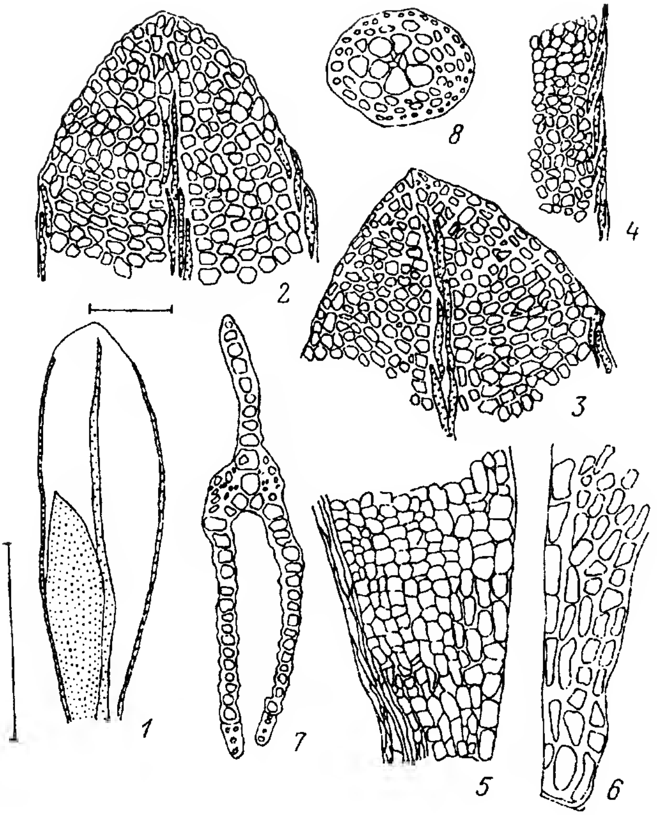


Рис. 2. Анатомо-морфологическое строение женского растения *Fissidens pusillus*.

1 —лист: *2*, *3* — клетки верхушки листа: *2* — хорошо развитого, *3* — перихециального; *4* — клетки края средней части крыла; *5* — клетки основания влагалищной части листа; *6* — клетки основания крыла; *7* — поперечный срез листа; *8* — срез стебля (ориг.). Масштабные линейки: *1* — 0.5 мм; *2*—*8* — 50 мкм.

Fissidens pusillus (Wils.) Milde, 1869, Bryol. Sil.: 82. — *F. viridulus* var. *pusillus* Wils. 1855, Bryol. Brit.: 303.

Двудомный. Женские растения темно-зеленые или желто-зеленые, очень маленькие, с 2—4(5) парами листьев; хорошо развитые вегетативные побеги 1.5—2.5(3) мм выс., а спороносящие особи — 4—5(7) мм. Стебель без ясно выраженного центрального пучка с ризоидами только в основании. Листья нижние очень мелкие, вверху значительно крупнее — до 0.8—1.0 мм, удлиненно-ланцетные или узкоязыковидные, туповатые или заостренные с хорошо развитой каймой, не доходящей до верхушки. Отросток почти равен влагалищной части листа или короче ее. Спинное крыло только у нижних мелких листьев, не достигает их основания, сильно суживаясь книзу. Кайма утолщенная,1—2-слойная, вверху узкая 1—2-рядная, у старых растений желтоватая или красновато-бурая. В верхней части листьев кайма перед верхушкой внезапно заканчивается, замещаясь квадратными клетками, идущими до верхушки листа, а у нижних листьев кайма кончается ниже середины листа или хорошо развита только в их влагалищной части. Жилка мощная, часто желтоватая или, реже, красно-бурая, не доходит до верхушки листа. Клетки крыла в средней части листа (7.5)9—15(18) мкм, более или менее квадратные, прямоугольные или неясно шестиугольные.

Мужские растения очень мелкие, карликовые (0.2—0.8 мм), или более крупные (1.2—1.4 мм), с листьями без каймы. Антеридии терминальные на карликовых почковидных или более крупных мужских растениях; архегонии также терминальные, 300—360 мкм дл. Перихециальные листья по строению практически не отличаются от остальных хорошо развитых листьев; их длина в 4—5 раз превышает ширину. Спорогон верхушечный. Ножка 2.9—3.2 мм дл., слабосогнутая или прямая, желто-красная. Коробочка симметричная, прямая или слабо наклоненная. Крышечка коническая с прямым толстым клювиком, составляющая 1/3 длины коробочки. Зубцы перистома в основании 36—45 мкм шир. Споры (9)12—19(21) мкм, тонкопапиллозные или почти гладкие.

На всех 3 камнях, где был обнаружен *F. pusillus*, строение его ценопопуляций было примерно одинаковым. Растения произрастали рассеяно и в основном были приурочены к микротрещинам, заполненным мелкоземом. Наибольшее количество особей отмечено около уровня воды в реке или немного ниже его. При осмотре камней и исследовании гербарных образцов под бинокулярной лупой (МБС-1) и микроскопом оказалось, что ценопопуляции *F. pusillus* состоят из женских растений как со спорогонами (молодыми, зрелыми и старыми), так и без них, а также из мужских растений — карликовых и нормально развитых с антеридиями на верхушках побегов. Соотношение женских и мужских особей составляло примерно 1:1, а среди женских растений спорогоны были менее чем у 5—10 % особей. Под бинокулярной лупой было отчетливо видно, что большинство особей с хорошо развитыми 3—5 парами листьев, расположенными в одной плоскости, куполообразно наклонены к поверхности субстрата. По-видимому, бóльшую часть года *F. pusillus* проводит под водой, а зимой — еще и подо льдом, и только изредка, при снижении уровня воды в реке, как это было в октябре 1995 г., часть его ценопопуляций оказывается выше поверхности воды. Ценопопуляции, видимо, сильно изменяются год от года. Если в 1995 г. на одном из 3 обследованных нами камней можно было наблюдать большое количество особей, в том числе со спорогонами, то в 1996 г. количество растений *F. pusillus* уменьшилось в несколько раз, а молодых спорогонов было только 2.

Сведения о географическом распространении *F. pusillus* дали нам основание рассматривать его как неморальный вид вслед за А. С. Лазаренко (1956), К. Ф. Хмелевым и Н. Н. Поповой (1988) и Г. В. Железновой (1994). По берегам реки на гнилой древесине и почве, периодически омываемой водой, нами также встречен *Fissidens gymnandrus* Milde,[1] а вблизи берега в составе растительности отмечены неморальные цветковые растения: *Corydalis bulbosa* (L.) DC.,[2] *Anemonoides ranunculoides* (L.) Holub, *Stachys sylvatica* L. и др. Кроме того, юго-западный склон к р. Лососинке занят ельником кисличником. Эту ассоциацию Т. К. Юрковская (1993) относит к южнотаежным лесам, которые спорадически встречаются на юге Карелии. Произрастание *Fissidens pusillus* наряду с другими неморальными видами вблизи южнотаежного лесного массива свидетельствует о своеобразии изученного участка (ландшафта) зеленой зоны г. Петрозаводска, которое позволило сохраниться в нем целому комплексу неморальных видов до настоящего времени после теплого атлантического периода (от 6 до 4 тыс. лет назад), когда южная тайга простиралась до широты Калевала—Кемь (Елина, 1981). Своеобразие изученного участка заключается в распространении на нем богатых почв, обогащенности кальцием ряда выветренных пород и его юго-западной экспозиции (склоны такой экспозиции относятся к наиболее теплым). А как давно замечено (Вальтер, Алехин, 1936, и др.), теплолюбивые виды растений (в данном случае неморальные) на севере начинают предъявлять повышенные требования к богатству субстрата питательными веществами и к обеспечению теплом.

В заключение отметим, что из-за крайне мелких размеров, недостаточно изученной экологии *F. pusillus* легко может быть пропущен при сборах даже специалистом-бриологом.

---

[1] Это первое сообщение о находке *F. gymnandrus* в Шокшинском флористическом районе (ср.: Волкова, Максимов, 1993)

[2] Номенклатура сосудистых растений приводится по сводке С. К. Черепанова (1995)

Выражаем искренною признательность О. М. Афониной за помощь, оказанную при изучении образцов, и рекомендации по сбору литературных данных для настоящей статьи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Вальтер Г., Алехин В. Основы ботанической географии. М.; Л., 1936. 714 с.

Волкова Л. А., Максимов А. И. Список листостебельных мхов Карелии // Растительный мир Карелии и проблемы его охраны. Петрозаводск, 1993. С. 57—91.

Елина Г. А. Принципы и методы реконструкции и картирования растительности голоцена. Л., 1981. 156 с.

Железнова Г. В. Флора листостебельных мхов европейского северо-востока. СПб., 1994. 149 с.

Лазаренко А. С. Основні заседи класифікації ареалів в листяних мохів Радяньского Далекого Сходу // Укр. бот. журн. 1956. Т. 13. № 1. С. 31—40.

Савич-Любицкая Л. И., Смирнова З. Н. Определитель листостебельных мхов СССР. Верхоплодные мхи. Л., 1970. 824 с.

Хмелев К. Ф., Попова Н. Н. Флора мохообразных бассейна Среднего Дона. Воронеж, 1988. 167 с.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 992 с.

Юрковская Т. К. Растительный покров Карелии // Растительный мир Карелии и проблемы его охраны. Петрозаводск, 1993. С. 8—36.

Bruggeman-Nannenga M. A., Nyholm E. Fissidens Hedw. // Illustrated flora of Nordic mosses. Fasc. 1. *Fissidentaceae — Seligeriaceae*. Copenhagen; Lund, 1986. P. 8—14.

Ignatov M. S., Afonina O. M. Chek-list of mosses of the former USSR // Arctoa. 1992. Vol. 1—2. P. 1—85.

Kartunen K. Contributions to the bryoflora of Finland // Mem. Soc. Fauna Flora Fennica. 1986. Vol. 62. N 4. P. 113—117.

Koponen T., Kartunen K., Piippo S. Suomen vesisammalkasvio. Aquatic bryophytes of Finland // Bryobrothera. 1995. Vol. 3. P. 1—86.

Virtanen R., Muotka T. Stream bryophytes in Koilismaa (Ks), northeastern Finland // Oulanka Reports. 1993. Vol. 12. P. 57—69.

Институт биологии КНЦ РАН
Петрозаводск

Получено 17 III 1997

УДК 581.9(470.21) : 502.72

Бот. журн., 1998 г., т. 83, № 6

© В. А. Костина

ДОПОЛНЕНИЕ К ФЛОРЕ СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ ГОСУДАРСТВЕННОГО ЗАПОВЕДНИКА «ПАСВИК» (МУРМАНСКАЯ ОБЛАСТЬ)

V. A. KOSTINA. ADDITION TO THE VASCULAR FLORA OF THE PASVIK STATE RESERVE (MURMANSK REGION)

Приведены сведения о 75 видах сосудистых растений, новых для флоры государственного заповедника «Пасвик» (34 вида) и его окрестностей (41 вид). 2 вида впервые отмечены для Мурманской обл.

Заповедник «Пасвик» расположен в Печенгском р-не Мурманской обл. Его территория занимает правобережье и часть акватории р. Паз от плотины Хевоскосской ГЭС на юге до оз. Сальмиярви на севере. Площадь заповедника (включая акваторию р. Паз) всего 14 727 га. Вся заповедная территория находится в пограничной зоне: между государственной границей, проходящей по фарватеру р. Паз, и линией инженерных сооружений вдоль автодороги Никель—Кайтакоски.

Создание заповедника — результат сотрудничества Норвегии и России в области охраны природы. В 1989 г. специалисты двух стран договорились о разработке проекта резервата на р. Паз в районе Фьярванн, отличающемся богатством животного и растительного мира и своеобразной историей освоения. В 1992 г. принято решение об организации заповедника на российской стороне, а в 1993 г. и в Норвегии на площади в 1910 га создан природный резерват «Pasvik» (Wikan et al., 1994; Alm et al., 1995).

Флора заповедника «Пасвик» исследуется с 1993 г. Предварительные итоги инвентаризации сосудистых растений опубликованы (Костина, 1995б). Аннотированный список, составленный на основе сборов автора и материалов, хранящихся в Гербарии Ботанического музея университета г. Хельсинки, насчитывает 286 видов; в списке растений, произрастающих только в ближайших окрестностях, — 44 вида.

В 1995—1996 гг. выявлено еще 75 видов, новых для территории заповедника (34 вида) и его окрестностей (41 вид). 21 вид впервые указывается для Печенгского р-на Мурманской обл., 2 вида являются новыми для региона в целом.

Образцы хранятся в гербариях Полярно-альпийского ботанического сада КНЦ РАН (г. Кировск), заповедника «Пасвик» (пос. Янискоски Печенгского р-на) и Ботанического музея университета г. Хельсинки.

Виды в списке расположены в основном по системе А. Энглера, названия даны по сводке С. К. Черепанова (1981). Для сборов, сделанных автором статьи, коллекторы не указаны. Звездочками отмечены виды, указанные впервые: «*» — для Печенгского р-на, «**» — для Мурманской обл.

Виды, отмеченные для территории заповедника

Diphasiastrum montellii (Kukkonen) Min. et Ivanenko. О-в Варламсаари, антропогенная луговина, 26 VII 1995, M. Piirainen.

Equisetum hyemale L. Гора Калкупя, западный склон, лесной пояс, заболоченная долина ручья, 27 VII 1995.

Athyrium distentifolium Tausch ex Opiz. Гора Калкупя, глубокая котловина на восточном склоне, долина ручья, 30 VII 1994.

Sparganium natans L. На сопредельной части акватории р. Паз в окрестностях порога Йорданфосс (Alm et al., 1995).

Hierochloë arctica C. Presl. Долина ручья (нижнее течение), соединяющего оз. Нилиярви с оз. Воуватусъярви, 26 VII 1995, M. Piirainen.

Eriophorum brachyantherum Trautv. et C. A. Mey. Гора Калкупя, субальпийский пояс, 10 VIII 1899, C. W. Fontell.

Carex glacialis S. Mackenz. Гора Калкупя, альпийский пояс, 8 VIII 1899, C. W. Fontell; 5 VIII 1910, H. Lindberg; 4 VIII 1938, V. Räsänen. Западный склон, пояс горных тундр, ложбина ниже геодезического знака, 27 VII 1995.

C. media R. Br. По берегам ручья (нижнее течение), соединяющего оз. Нилиярви с оз. Воуватусъярви, 26 VII 1995, M. Piirainen.

C. rariflora (Wahlenb.) Smith. Гора Калкупя, по дну межгорной котловины, 27 VII 1995, M. Piirainen.

Ранее вид был собран лишь в окрестностях заповедника (пос. Раякоски, 1 VIII 1993).

C. rupestris All. Гора Калкупя, тундровый пояс, 15 VIII 1897, A. W. Granit, B. R. Poppius. Вершина горы, скальные обрывы, 27 VII 1995.

Juncus biglumis L. Гора Калкупя, тундровый пояс, ложбина на вершине, по пятнам сырого голого грунта, 30 VII 1994.

Luzula confusa Lindeb. Гора Калкупя, тундровый пояс, кустарничково-лишайниковые группировки на вершине, 27 VII 1995, M. Piirainen.

L. spicata L. Гора Калкупя, 8 VIII 1899, 10 VIII 1899, C. W. Fontell. Тундровый пояс, пятна голого грунта, 27 VII 1995.

Salix bebbiana Sarg. Гора Калкупя, тундровый пояс, кустарничковые группировки на вершине, 27 VII 1995, M. Piirainen.

S. lanata L. Берег р. Паз в 1 км ниже плотины Хевоскосской ГЭС, 23 VI 1994.

* *Stellaria fennica* (Murb.) Perf. Кордон на оз. Хеюхенъярви, долинные ивняки в устье ручья в 0.5 км южнее кордона, 22 VII 1995.

* *S. hebecalyx* Fenzl. Берег оз. Боссоярви в окрестностях пристани, разнотравный ивняк вдоль дороги, 8 VIII 1994.

* *Ranunculus polyanthemos* L. Там же, 8 VIII 1994.

Erysimum cheiranthoides L. Кордон на оз. Хеюхенъярви, на огороде, 28 VII 1994.

Saxifraga hirculus L. Долина р. Паз, Menikan saari, 1922, E. Cajander.

Alchemilla acutiloba Opiz. Кордон на оз. Хеюхенъярви, антропогенная луговина, 26 VII 1995, M. Piirainen.

A. monticola Opiz. О-в Варламсаари, антропогенная луговина, 26 VII 1995, M. Piirainen.

A. wichurae (Rus.) Stefanss. Кордон на оз. Хеюхенъярви, антропогенная луговина, 26 VII 1995, M. Piirainen.

Astragalus frigidus (L.) A. Gray. Гора Калкупя, западный склон, нижняя часть тундрового пояса, долина ручья, 27 VII 1995.

Вид зарегистрирован также непосредственно у северной (оз. Сальмиярви, 28 VI 1936, O. Linnamies) и северо-восточной (оз. Пороярви, 28 VI 1936, I. Mikola) границ заповедника.

Oxytropis sordida (Willd.) Pers. Гора Калкупя, западный склон, пояс тундр, разреженные кустарничково-лишайниковые группировки с обилием пятен голого щебня, 27 VII 1995.

Hypericum maculatum Crantz. На тропе от погранзаставы к о-ву Варламсаари, у старой линии инженерных сооружений, 31 VIII 1996, О. А. Макарова.

Myriophyllum spicatum L. Акватория озерка в истоках р. Менникайоки, 2 VIII 1994; акватория оз. Хеюхенъярви, 8 VIII 1995.

**Glechoma hederacea* L. Кордон на оз. Хеюхенъярви, среди руин, 26 VII 1995.

Veronica serphyllifolia L. Дорога на Скугфосскую ГЭС, по берегам ручейка вдоль старой линии инженерных сооружений, 2 VIII 1994.

Utricularia intermedia Hayne. Норвежская часть акватории р. Паз в районе порога Йорданфосс (Alm et al., 1995). Нами отмечена вне границ заповедника (устье р. Сейгийоки, 7 VIII 1993).

U. vulgaris L. Акватория оз. Хеюхенъярви, 8 VIII 1995. Был собран в устье р. Сейгийоки, 7 VIII 1993.

Galium boreale L. О-в Варламсаари, антропогенная луговина, 26 VII 1995.

Ptarmica vulgaris Hill. Пристань ниже порога Йорданфосс, антропогенная луговина, 28 VII 1995.

Hieracium umbellatum L. О-в Варламсаари, антропогенная луговина, 28 VII 1995.

Виды, отмеченные для окрестностей заповедника

Botrychium multifidum (S. G. Gmelin) Rupr. Западный берег оз. Нилиярви, разнотравно-кустарничковые группировки на расчищенной человеком лесной поляне, 25 VII 1996.

Редкое растение Мурманской обл. (Редкие..., 1990).

Dryopteris filix-mas (L.) Schott. Пос. Янискоски, дамба плотины, 14 IX 1996, М. С. Сметанникова.

В регионе подлежит охране (Редкие..., 1990).

Anthoxanthum odoratum L. Обочина автодороги южнее поворота на пос. Янискоски, 6 VIII 1995.

Hierochloë odorata (L.) Beauv. Берег озерка у поворота автодороги на пос. Янискоски, 26 VII 1996.

Catabrosa aquatica (L.) Beauv. Пос. Кирпичный Завод, берега ручья ниже скотного двора, 28 VII 1996.

* *Poa compressa* L. Пос. Кирпичный Завод, во дворе дома, 1 VIII 1994.

Puccinellia distans (L.) Parl. Между оз. Сальмиярви и оз. Куэтсъярв, загрязненный берег ручья у навозохранилища, 29 VII 1995.

Bromopsis intermis Leyss. Пос. Янискоски, обочины дорог, 6 VIII 1995; пос. Кирпичный Завод, у домов, 28 VII 1996.

Triticum aestivum L. Между поселками Раякоски и Янискоски, обочина дороги к мусорной свалке, 26 VII 1996.

На территории свалки отмечены вегетативные растения *Malus* sp., *Solanum tuberosum* L., цветущий экземпляр *Raphanus sativus* L.

Juncus conglomeratus L. Пос. Янискоски, ивняк, по берегу ручья в 0.5 км ниже плотины, 10 VIII 1995.

В Мурманской обл. — четвертое местонахождение (Пояркова, 1966; Нотов, Соколов, 1994).

** *Juncus tenuis* Willd. Пос. Кирпичный Завод, загрязненные берега ручья ниже скотного двора, 28 VII 1996.

Allium schoenoprasum L. Западный берег оз. Нилиярви, в колее проселочной дороги, 25 VII 1996.

Rumex thyrsiflorus Fingerh. Берег озерка у поворота автодороги на пос. Янискоски, 26 VII 1996. Западный берег оз. Нилиярви, антропогенная луговина, 28 VII 1996.

Polygonum bistorta L. Западный берег оз. Нилиярви, антропогенная луговина, 25 VII 1996.

Cerastium arvense L. Пос. Янискоски-Верхний, 6 VIII 1995; пос. Кайтакоски, антропогенные луговины, 26 VII 1996.

Вторая находка вида в Мурманской обл. (Белкина и др., 1991).

Coccyganthe flos-cuculi (L.) Fourr. Сырой луг в долине р. Наутси, 10 VIII 1955, Н. И. Орлова. Берег озерка у поворота автодороги Никель—Кайтакоски на пос. Янискоски, 6 VIII 1995.

* *Ranunculus sceleratus* L. Между озерами Сальмиярви и Куэтсъярв, загрязненный берег ручья у навозохранилища, 29 VII 1995.

** *Thalictrum lucidum* L. Западный берег оз. Нилиярви, антропогенная луговина, 25 VII 1996, М. С. Сметанникова.

Bunias orientalis L. Между поселками Раякоски и Янискоски, на пустыре у КПП, 29 VII 1995. Дорога к оз. Лесное, у сараев, 27 VII 1996; пос. Кирпичный Завод, у сараев, 28 VII 1996.

* *Descurainia sophia* (L.) Webb ex Prantl. Между поселками Раякоски и Янискоски, ферма у дороги, 26 VII 1996.

* *Arabis arenosa* (L.) Scop. Пос. Раякоски, у домов, 31 VII 1993.

Ribes nirgum L. Пос. Янискоски-Верхний, на куче мусора, 26 VII 1996.

Potentilla impolita Wahlenb. Пос. Янискоски-Верхний, обочина проселочной дороги, 6 VIII 1995.

Alchemilla subcrenata Bus. Пос. Янискоски, антропогенная луговина, 26 VII 1996.

* *Medicago lupulina* L. Пос. Янискоски, сорное на огороде, 12 IX 1995, М. С. Сметанникова.

* *Melilotus officinalis* (L.) Pall. Пос. Янискоски, на пустыре, 10 VIII 1995.

Trifolium spadiceum L. Пос. Янискоски, в колее полевой дороги, 10 VIII 1995; западный берег оз. Нилиярви, обочина полевой дороги, 13 VIII 1995; пос. Кайтакоски, пустырь, 26 VII 1996; между поселками Раякоски и Янискоски, ферма, сорное на поле, 26 VII 1996.

Astragalus subpolaris Boriss. et Schichk. Обочина автодороги южнее поворота на пос. Янискоски, 6 VIII 1995; пос. Кайтакоски, среди ивняка на берегу р. Паз, 26 VIII 1996 (белоцветковая форма).

* *Polygala amarella* Crantz. Западный берег оз. Нилиярви, антропогенная луговина, 13 VIII 1995.

* *Aegopodium podagraria* L. Пос. Янискоски, у заброшенного дома, 12 IX 1995, М. С. Сметанникова.

Asperugo procumbens L. Между поселками Раякоски и Янискоски, ферма, сорняк в посеве ржи, 26 VII 1996.

Symphytum officinale L. Между озерами Сальмиярви и Куэтсъярв, загрязненный берег ручья у навозохранилища, 29 VII 1995.

Вторая находка вида в Мурманской обл. вне условий культуры (Соколов, 1994).

Valeriana sambucifolia Mikan fil. Пос. Янискоски-Верхний, разнотравный ивняк в долине ручья, 26 VII 1996. Окр. пос. Кирпичный Завод, заросли ольхи по берегам ручья выше пересечения его с автодорогой, 28 VII 1996.

Knautia arvensis (L.) Coult. Западный берег оз. Нилиярви, антропогенная луговина, на заросшей сорняками куче соломы, 28 VII 1996.

Campanula glomerata L. Там же, 25 VII 1996.

* *Senecio vulgaris* (Moench.) Garcke. Пос. Янискоски, пустырь, 6 VIII 1995; между поселками Раякоски и Янискоски, ферма, сорное на огороде, 26 VII 1996.

* *Arctium tomentosum* Mill. Между поселками Раякоски и Янискоски, ферма, 26 VII 1996.

* *Carduus crispus* L. Дорога на оз. Лесное, зарастающая мусорная свалка, 27 VII 1996.

Centaurea jacea L. Пос. Янискоски, пустырь, 9 IX 1996, М. С. Сметанникова.

* *Sonchus arvensis* L. Между поселками Раякоски и Янискоски, ферма, сорное на поле, 26 VII 1996.

* *Hieracium suecicum* Fries. Пос. Янискоски-Верхний, антропогенная луговина, 6 VIII 1996.

Большинство из перечисленных выше растений (11 на территории заповедника и 34 в его окрестностях) — редкие и довольно редкие для флоры Мурманской обл. адвентивные виды (Раменская, 1983; Нотов, Соколов, 1994). Процесс обогащения флоры района за счет внедрения пришельцев отличается большим своеобразием. До второй мировой войны, когда территория исследуемого района принадлежала Финляндии (Wikan et al., 1994), шел мощный вал южных антропохоров. Именно тогда, вероятно, проникли закрепившиеся в коренных фитоценозах виды родов *Alchemilla* L., *Ranunculus* L. Введение в 1944 г. пограничного режима на российской стороне р. Паз снизило темпы миграций антропохоров. Существовавшие финские хутора были разрушены. Сложившиеся растительные группировки оказались вне влияния человека. Многие растения из числа обычных спутников жилья не смогли противостоять тенденции восстановления естественной растительности и выпадали из растительного покрова. Однако некоторые заносные виды сохранились и вполне успешно расселяются самостоятельно (виды рода *Alchemilla*, *Galium boreale*). Часть видов продолжает существовать, видимо, лишь как многолетние растения, поскольку они имеют «точечные местообитания» (*Glechoma hederacea*).

Строительство каскада Пазских ГЭС и интенсивные рубки леса увеличили поток растительных мигрантов. Именно на местах поселения лесорубов найдены *Cerastium arvense* и *Hieracium suecicum*. В настоящее время лес не рубят и поселения разрушены, поэтому оживление в процессе обогащения флоры адвентивными видами идет на убыль. Исключение составляют небольшие участки (ферма, огороды в действующих поселках и на территориях погранзастав, скотные дворы), куда растительные зачатки поступают с семенным материалом, сеном и органическими удобрениями.

Флора района исследований, несмотря на его малые размеры, изучена далеко не равномерно в силу финансовых затруднений и специфики условий режима пограничной зоны. Остается надеяться, что закрытие территории будет способствовать сохранению сложившихся природных комплексов до завершения их инвентаризации.

Автор выражает глубочайшую признательность заведующему Ботаническим отделом музея г. Тромсё (Норвегия) Торбьёрну Альму и его коллегам за неоценимую помощь в проведении полевых работ 1995—1996 гг. и сотруднику Ботанического музея университета г. Хельсинки (Финляндия) Микко Пиирайнену за предоставленные материалы.

В заключение автор приносит свои извинения читателям журнала за досадную ошибку в предыдущей публикации (Костина, 1995а): сообщение о находке в Мурманской обл. *Ceratophyllum demersum* L. неверно. Вид необходимо исключить из списка флоры региона.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Белкина О. А., Константинова Н. А., Костина В. А. Флора высших растений Ловозерских гор (сосудистые и мохообразные). СПб., 1991. 206 с.

Костина В. А. Дополнение к флоре Мурманской области // Бот. журн. 1995а. Т. 80. № 9. С. 120—121.

Костина В. А. Флора заповедника «Пасвик» (сосудистые растения). Апатиты, 1995б. 52 с.

Нотов А. А., Соколов Д. Д. Новые и редкие виды флоры Мурманской области и Карелии // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 11. С. 92—94.

Пояркова А. И. Необходимые дополнения и исправления к II—IV выпускам «Флоры Мурманской области» // Флора Мурманской области. Л., 1966. Вып. 5. С. 529—534.

Раменская М. Л. Анализ флоры Мурманской области и Карелии. Л., 1983. 216 с.

Редкие и нуждающиеся в охране растения и животные Мурманской области. 2-е изд. Мурманск, 1990. 192 с.

Соколов Д. Д. Новые и редкие виды для флоры Мурманской области и Карелии // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1994. Т. 99. Вып. 1. С. 96—100.

Черепанов С. К. Сосудистые растения СССР. Л., 1981. 510 с.

Alm T., Bråthen K. A., Often A. Floraen i Pasvik naturreservat — et foreløpig oversyn. Tromsø, 1995. 37 p.

Wikan S., Makarova O., Aarseth T. Pasvik. Norsk-russisk naturreservat. Пасвик. Норвежско-российский заповедник. Oslo, 1994. 96 p.

Полярно-альпийский
ботанический сад-институт
КНЦ РАН
Кировск Мурманской обл.

Получено 8 I 1997

SUMMARY

The list of new localities of 34 species in vascular plants of Pasvik State Nature Reserve (Murmansk region) and of 41 species collected in the neighbourhood of Pasvik is presented. Localities of *Juncus tenuis* Willd. and *Thalictrum lucidum* L. are mentioned for Murmansk region for the first time.

УДК 581.9(470.322) : 502.72

© А. А. Артамонов

К ФЛОРЕ ЗАПОВЕДНИКА «ГАЛИЧЬЯ ГОРА» (ЛИПЕЦКАЯ ОБЛАСТЬ)

A. A. ARTAMONOV. ON THE FLORA OF THE «GALICHYA GORA» RESERVE (LIPETSK REGION)

Приведены новые и критические сведения о 10 видах сосудистых растений урочища Галичья Гора, входящего в состав одноименного заповедника.

Первые флористические сведения об урочище Галичья Гора сообщаются В. Я. Цингером (Zinger, 1882; Цингер, 1885) и Д. И. Литвиновым (1890, 1902), которые посетили его в 1882 г. Возможно, урочище им стало известно по сборам С. Д. Квашнина-Самарина (например, *Centaurea ruthenica* Lam., Орловская губ., Елецкий у., Галичий яр на Дону, 7 VIII 1876, MW), хотя Литвинов не упоминает об этом (Хитрово, 1913:40).

С 1925 г. Галичья Гора является заповедной территорией и входит в состав заповедника «Галичья Гора», состоящего из нескольких урочищ. В настоящее время урочище Галичья Гора находится в новых административно-территориальных границах: Липецкая обл., Задонский р-н., окр. с. Донское. Согласно последним флористическим работам (Тихомиров и др., 1988; Артамонов, 1994) и материалам гербария заповедника «Галичья Гора», в том числе и нашим последним сборам, для урочища зарегистрировано 675 видов сосудистых растений на площади 19 га.

Далее приведены новые для урочища виды. В случае сбора и (или) определения, сделанных автором статьи, его фамилия опущена. Указывается место хранения гербарного материала: LE, MW, VU (заповедник «Галичья Гора»), ЛОКМ (Липецкий областной краеведческий музей).

Caragana arborescens Lam. Участок (уч.) 1, нижняя часть склона долины р. Дон, опушка дубравы, редко, 28 V 1990 (VU).

Crataegus ambigua C. A. Mey. ex A. Beck. Уч. 3, присклоновое плато, кустарниково-луговая степь, довольно редко, 28 V 1990 (VU). Отмечен также на участках 7—9.

Fraxinus excelsior L. Уч. 2, нижняя часть облесенного склона долины р. Дон, под пологом дуба, редко, 22 VII 1996 (VU).

Ribes nigrum L. Уч. 2, правобережный склон долины р. Дон, нижняя часть, известняковая задернованная яма, редко, 6 X 1989 (VU).

Rosa gorenkensis Bess. (*R. villosa* L. × *R. majalis* Herrm.) (Определение И. О. Бузуновой). Без даты, В. Цингер (как «*R. tomentosa* Smith») (LE); 18 VI 1947, М. Воробьева (как «*R. gorenkensis* Bess.?») (VU).

Ulmus carpinifolia Rupp. ex Suckow. Уч. 5, присклоновое плато, кустарниково-луговая степь, довольно редко, 24 VII 1992 (VU, ЛОКМ).

Viburnum opulus L. Верховья Провального оврага, дубовое редколесье, редко, 21 IX 1990 (VU). Указывался С. И. Ростовцевым (Rostovzew, 1899), но последующими исследователями не фиксировался.

Следующие виды мы предлагаем исключить из списка флоры урочища Галичья Гора, поскольку ранее они приводились ошибочно. В скобках даны уточненные определения гербарных образцов.

Rosa canina L.: 7 VI 1888, С. Ростовцев (MW) (*R. majalis Herrm.*, И. Бузунова); 6 VI 1894, Д. Литвинов (LE) (*R. cinnamomea* L., С. Голицын); 24 V 1899, А. Славутинский (LE) (*R. cinnamomea* L., С. Голицын); 12 VI 1899, А. Славутинский, LE (*R. pratorum* Sukacz., И. Бузунова). Таким образом, среди сборов с Галичьей Горы нет *R. canina*; следовательно, и литературные указания о распространении *R. canina* на Галичьей Горе (Rostowzew, 1889; Хитрово, 1913; Тихомиров и др., 1988) не являются достоверными.

R. mollis Smith; 18 VI [1882], В. Цингер, опр. А. Славутинский (LE) (*R. villosa* L.); 5 VI 1894, Д. Литвинов (LE) (*R. villosa* L., Д. Шмите); 3 VI 1904, В. Хитрово (VU) (*R. villosa* L.); 15 V 1914, В. Хитрово (VU) (*R. majalis* Herrm.). И последующие сборы, хранящиеся в VU, относятся к *R. villosa*. Ареал *R. mollis* требует уточнения.

R. tomentosa Smith. Указания о произрастании этого вида на Галичей Горе (Цингер, 1885; Хитрово, 1913; Голицын, Григорьевская, 1971; Тихомиров и др., 1988) основаны на ошибочных определениях: без даты, В. Цингер (LE) (*R. majalis* Herrm. × *R. villosa* L.); 17 VI 1882, В. Цингер (MW) (*R. villosa* L.); 12 V 1883 и 13 VIII 1883, В. Цингер (MW) (*R. villosa* L.); 5 VI 1894, Д. Литвинов (LE) (*R. villosa* L., И. Бузунова). Последующие коллекторы также принимали *R. villosa* за *R. tomentosa*. Ареал *R. tomentosa* нуждается в дальнейшем изучении.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Артамонов А. А. Новые сосудистые растения заповедника «Галичья Гора» // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 9. С. 115—117.

Голицын С. В., Григорьевская А. Я. Флора Галичьей Горы // Растительный покров Галичьей Горы и история его исследования. Воронеж, 1971. С. 9—89.

Литвинов Д. И. Геоботанические заметки о флоре Европейской России // Bull. Soc. Nat. Mosc. 1890. Т. 4. N 3. P. 322—434.

Литвинов Д. И. О реликтовом характере флоры каменистых склонов в Европейской России // Тр. Бот. музея Акад. наук. 1902. Вып. 1. С. 76—109.

Тихомиров В. Н., Григорьевская А. Я., Казакова М. В. Сосудистые растения заповедника «Галичья Гора». М., 1988. 82 с. (Флора и фауна заповедников СССР.)

Хитрово В. Н. Ботанико-топографические очерки. Путеводитель по Галичьей горе // Материалы к познанию природы Орловской губернии. 1913. № 19. С. 1—118.

Цингер В. Я. Сборник сведений о флоре Средней России. М., 1885. 520 с.

Rostowzew S. J. Ein interessanter Wohnort wilder Pflanzenformen oder Verzeichniss der auf der «Galitschja Gora» wildwachsenden Pflanzen // Bot. Centralbl. 1889. Bd 40. N 50. P. 337—341.

Zinger V. Potentilla tanaitica sp. nova // Bull. Soc. Nat. Mosc. 1882. T. 57. N 3. P. 69—71.

Заповедник «Галичья Гора»
П/о Донское, Липецкая обл.

Получено 11 III 1997

УДК 581.9 (470.331)
Бот. журн., 1998 г., т. 83, № 6

© Е. Н. Кураева, Т. Ю. Минаева

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ НА ЗАПАДЕ ТВЕРСКОЙ ОБЛАСТИ

E. N. KURAEVA, T. Yu. MINAEVA. FLORISTIC FINDINGS IN THE EASTERN PART OF TVER REGION

Обобщены литературные данные и приведены сведения о некоторых новых местонахождениях редких и исчезающих видов сосудистых растений на западе Тверской обл.

Данные о состоянии популяций редких и исчезающих видов, а также видов на краевых позициях ареалов являются составной частью регионального биологического мониторинга как показатель целостности ландшафтов. Исключительную важность имеют подобные исследования в районе расположения биосферных заповедников, где развита система регионального природоохранного планирования.

Исследования проводились на территории 9 административных районов в западной части Тверской обл. в 1991 и 1995 гг. Изучаемая территория представляет собой уникальный по своему географическому положению регион. На плоской водораздельной равнине на южных отрогах Валдайских гор берут начало реки Волга, Западная

Двина, Днепр и их основные притоки. Чередование зандровых и холмисто-моренных ландшафтов обеспечивает представленность южно-таежных, хвойно-широколиственных и широколиственных лесов, большое разнообразие болот при преобладании южно-таежной биоты. Доля агрокультурных ландшафтов составляет 29 %.

Несмотря на высокую сохранность природного комплекса региона, флористические исследования здесь ведутся неактивно. В рамках работ по инвентаризации флоры Тверской обл. (Бакунин, 1879; Ильинский, 1921; Невский, 1939, 1952) западная часть была представлена единичными сборами или неподтвержденными находками. Работы смоленских ботаников охватывали лишь часть региона (Отчет..., 1913) и активизировались в период организации здесь Центрально-Лесного государственного заповедника (ЦЛГЗ) (Трофимов, 1950). Большой вклад в изучение флоры региона внесли работы по инвентаризации флоры ЦЛГЗ (Миняев, Конечная, 1976). В последние годы эпизодические работы по выявлению местообитаний редких видов растений ведут здесь ботаники Тверского университета (Малышева, 1983).

Далее приведены краткие характеристики некоторых видов сосудистых растений и указаны их новые местонахождения. Гербарные экземпляры, подтверждающие находки, находятся в MW и в гербарии Центрально-Лесного биосферного государственного заповедника (ЦЛБГЗ).

Dentaria bulbifera L. В своем распространении вид связан с зоной широколиственных лесов; типичные местообитания: сырые тенистые широколиственные и смешанные леса. Во флоре Тверской обл. приводится в списке заносных видов со ссылкой на сборы Федоровых (станция Дорошиха, Октябрьская ж. д.) (Невский, 1947). В «Определителе...» (1995) для Тверской обл. не указан. Вид отмечен в Московской (Новиков и др., 1979) и Псковской (Конспект..., 1970) областях. Для северо-запада России указывается как очень редкий, подлежащий охране вид (Миняев и др., 1981). Нами отмечен 22 VI 1995 в Торопецком р-не (Шешуринское лесничество) (MW). Участок вязово-ясеневого леса в центре лесного массива.

Gladiolus imbricatus L. Сарматский элемент флоры (горноевропейско-сарматская группа) (Миняев, 1965), типичные местообитания — сырые и болотистые луга, кустарники, светлые леса, поляны, травяные, преимущественно ключевые, болота (Определитель..., 1995; Миняев и др., 1981). В средней полосе России вид распространен спорадически (Определитель..., 1995), в областях Северо-Запада приводится как редкий (Конспект..., 1970; Миняев и др., 1981). В Тверской обл. в конце XIX в. вид приводился как обычный (Цингер, 1885), за последнее время он стал редким (Невский, 1952; Дементьева, Удалова, 1983). Ближайшая находка вида — в окрестностях деревень Пчелино и Мешавицы Торопецкого р-на (Дементьева, Удалова, 1983), известны сборы Бакунина (Осташковский у., д. Лопатино по Холмскому тракту). Обнаружен нами 19 VI 1995 в окр. д. Орлово (Торопецкий р-н) на злаково-разнотравном лугу на склоне к болоту (MW) и проф. В. В. Мазингом 25 VIII 1991 в окр. д. Макеево Западнодвинского р-на на лугу на склоне к пойменному болоту (ЦЛБГЗ).

Euonymus verrucosa Scop. Относится к сарматскому флористическому элементу (кавказско-сарматская группа) (Миняев, 1965), район исследования находится на краю ареала вида (Леонова, 1965). Произрастает в лесах, особенно с примесью широколиственных пород, иногда в песчаных сосновых борах, спутник широколиственных пород (Трофимов, 1950; Невский, 1952). Для флоры Тверской обл. М. Л. Невским (1947, 1952) указывается в бывших Зубцовском, Новоторжковском, Ржевском, Старицком, Тверском, Корчевском, Вышневолоцком уездах. Ближайшие к району исследований находки — в Молодотудском и Оленинском районах (Трофимов, 1950), Жижицком р-не Псковской обл. (Миняев и др., 1981) и юго-восточном флористическом районе Псковской обл. (Конспект..., 1970), на северо-западе б. Смоленской губернии (предположительно территория современного Бельского р-на Тверской обл.). Нами обнаружен 5 IX 1991 в окр. д. Песно Западнодвинского р-на на песчаных грядах по берегу оз. Песно (ЦЛБГЗ).

Betula humilis Schrank. Район исследований находится в центре ареала вида, представленного изолированными участками (Перфильев, 1935). Ранее отмечался по сырым лугам и кустарникам, в настоящее время вытеснен на ключевые и мезотрофные болота. Подлежит охране в связи с сокращением числа естественных местообитаний. Невский (1947) отмечает как нечастый вид, им зафиксированы находки в бывших Новоторжковском и Вышневолоцком уездах, Лихославльском, б. Оршинском, б. Каменском и Бежецком районах. Нами в 1995 г. обнаружен в кв. 36 ЦЛБГЗ (новый вид для флоры ЦЛБГЗ) (MW), в 1991 г. — в окр. д. Макеево Западнодвинского р-на на пойменном болоте «Выровское», в 1995 г. — в окр. б. д. Пайсово Нелидовского р-на на переходном болоте «Стаховский мох» (ЦЛБГЗ).

Ligularia sibirica (L.) Cass. s. l. Евросибирский флористический элемент. Обитает на низинных травяных и ключевых болотах, в заболоченных зарослях кустарников и мелколиственных лесах. В. Я. Цингер (1885) приводит для Тверской обл. по сборам К. В. Пупарева без указания губернии. На тот же источник ссылаются А. А. Бакунин (1879) и М. Л. Невский (1952). Указывается Трофимовым (1950) в кв. 98 ЦЛБГЗ на окрайке болота «Старосельский мох». В процессе инвентаризации флоры ЦЛБГЗ (Миняев, Конечная, 1976) обнаружен не был. В 1994 г. обнаружена популяция около 50 побегов на том же местообитании в сосново-черноольховом лесу на окрайке болота (MW).

Baeothryon alpinum (L.) Egor. Бореальный циркумполярный флористический элемент, вид горного происхождения. Занимает сфагновые и осоково-сфагновые болота, берега озер, реже — заболоченные луга. Показан по всей Псковской обл. довольно редко (Конспект..., 1970). Невский (1939, 1952) рассматривает местонахождение в Тверской обл. как наиболее южную точку распространения вида: ближайшие находки отмечены Невским (по литературным источникам) в Осташковском у., в Торопецком и Вышневолоцком районах. Нами обнаружен в 1991 г. в кв. 83 ЦЛБГЗ (новый вид для флоры ЦЛБГЗ), болото «Старосельский мох» и 25 VIII 1995 в окр. д. Козинники Нелидовского р-на, болото «Козиницкий мох» (ЦЛБГЗ).

Betula nana L. Гипоарктический вид европейского распространения, частично заходит в восточную часть Северной Америки, реликт микулинского межледниковья. Типичные местообитания — сфагновые верховые болота. Во флоре Калининской обл. (Невский, 1947) вид указан в бывших Корчевском, Тверском, Осташковском, Новоторжковском, Вышневолоцком, Бологовском уездах, Лихославльском, Оршинском, Каменском, Завидовском, Молодотудском, Бежецком районах. Нами обнаружен в 1991 г. на болотах «Дятловский мох» (Нелидовский р-н) и «Дерзкий мох» (Андреапольский р-н) (ЦЛБГЗ).

Представляют интерес также находки популяций *Epipactis palustris* (L.) Crantz на болоте «Стаховский мох», д. Пайсово, Нелидовский р-н; *Chimaphila umbellata* (L.) Barton — окр. д. Ботвинники, Селижаровский р-н; *Scirpus radicans* Schkuhr — оз. Наговье, Торопецкий р-н, и оз. Четвертое, Нелидовский р-н (ЦЛБГЗ).

Авторы выражают глубокую признательность А. А. Черных (Московский государственный университет) и Г. Ю. Конечной (Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН), проверившим гербарные сборы.

Полевые работы выполнены благодаря финансовой поддержке фонда ISAR/US в рамках программы «Семена демократии» и фонда Дж. и К. Мак-Артуров.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бакунин А. А. Список цветковых растений Тверской флоры // Тр. С.-Петербургского о-ва естествоисп. 1879. Т. 10. С. 195—368.

Дементьева С. М., Удалова М. Г. Редкие растения и растительные сообщества Торопецкого района Калининской области // Взаимоотношения компонентов биогеоценозов в южнотаежных ландшафтах. Калинин, 1983. С. 32—40.

Ильинский А. П. К флоре Тверской губернии // Журн. Рус. ботан. о-ва. 1921. Т. 6. С. 142—145.

Конспект флоры Псковской области. Л., 1970. 176 с.

Леонова Т. Г. О распространении бересклетов в СССР и сопредельных странах // Ареалы растений флоры СССР. Л., 1965. Ч. 1. С. 140—167.

Малышева В. Г. Современное состояние изученности флоры Калининской области // Состояние и перспективы исследования флоры средней полосы европейской части СССР: Матер. совещ., декабрь 1983. М., 1984. С.17—19.

Миняев Н. А. Умеренные восточно-европейские элементы флоры Северо-Запада европейской части СССР // Вестн. ЛГУ. 1965. Т. 21. № 1. С. 44—56.

Миняев Н. А., Конечная Г. Ю. Флора Центрально-Лесного государственного заповедника. Л., 1976. 104 с.

Миняев Н. А., Орлова Н. И., Шмидт В. М. и др. Определитель высших растений Северо-Запада европейской части РСФСР. Л., 1981. 376 с.

Невский М. Л. Флора Калининской области (предварительное сообщение) // Уч. зап. Калинин. гос. пед. ин-та. 1939. Т. 9. Вып. 1. С. 1—52.

Невский М. Л. Флора Калининской области. Определитель растений. Калинин, 1947. Ч. 1. 1952. Ч. 2. 1034 с.

Новиков В. С., Октябрева Н. Б., Тихомиров В. Н. Dentaria bulbifera — новый вид для флоры Московской области // Науч. докл. высш. школы. Биол. науки. 1979. Т. 8. № 1. С. 80—82.

Определитель сосудистых растений центра Европейской России. М., 1995. 560 с.

Отчет общества изучения Смоленской губернии за 1912 год. Смоленск, 1913. 37 с.

Перфильев И. А. Betula humilis Schr. в европейской части СССР // Бот. журн. СССР. 1935. Т. 20. № 6. С. 617—645.

Трофимов Т. Т. Редкие и интересные растения в районе верховьев Волги и Западной Двины // Охрана природы. М., 1950. № 12. С. 144—159.

Цингер В. Я. Сборник сведений о флоре Средней России. М., 1885. 502 с.

Центрально-Лесной биосферный
государственный заповедник

Получено 29 VII 1996

ЧИСЛА ХРОМОСОМ

УДК 576.312.35 : 582.736 (234.85)

© Е. Г. Филиппов, П. В. Куликов, М. С. Князев

ЧИСЛА ХРОМОСОМ ВИДОВ РОДА *OXYTROPIS* (*FABACEAE*) НА УРАЛЕ

E. G. FILIPPOV, P. V. KULIKOV, M. S. KNYAZEV. CHROMOSOME NUMBERS IN THE SPECIES OF *OXYTROPIS* (*FABACEAE*) IN THE URALS

Приведены хромосомные числа 7 видов рода *Oxytropis*, произрастающих на Урале (из них 5 видов являются уральскими эндемиками). У 5 видов числа хромосом определены впервые.

Урал (в особенности Южный) является одним из центров видообразования остролодочников секции *Orobia* Bunge (Васильченко, 1965), однако хромосомные числа большинства уральских представителей этого рода до сих пор не были определены. В настоящей статье приводятся хромосомные числа большинства видов рода *Oxytropis*, встречающиеся на Урале, в том числе всех 5 видов этого рода, считающихся в настоящее время эндемиками Урала (Васильченко, 1987). В случаях, отмеченных звездочкой, материалом для определения чисел хромосом служили семена, собранные в 1996 г. с растений живой коллекции Ботанического сада УрО РАН. При этом указаны источники интродукции соответствующих растений по гербарным образцам, собранным одновременно с исходным материалом для интродукции. Все процитированные гербарные экземпляры хранятся в гербарии Института экологии растений и животных УрО РАН (ИЭРиЖ) (SVER) в г. Екатеринбурге.

O. ambigua (Pall.) DC., **2n = 32**. *Башкирия, г. Стерлитамак, шихан Тра-Тау (южный), верхняя часть северного склона, 13 VII 1980, М. Князев, А. Беляев; Башкирия, Учалинский р-н, хребет Устубиик, северная вершина в 3 км к югу от с. Уразово, 24 VIII 1997, М. Князев.

O. approximata Less., **2n = 48**. Челябинская обл., Ильменский заповедник (близ г. Миасса), горная степь, по выходам миаскитов, 25 VIII 1986, Г. Русяева.

O. floribunda (Pall.) DC., **2n = 16**. Оренбургская обл., Гайский р-н, Губерлинские горы, горы вокруг д. Хмелевки, VII 1983, В. Зуева.

O. gmelinii Fisch. ex Boriss., **2n = 48**. *Башкирия, Учалинский р-н, холмы по левому берегу р. Уй к северу от пос. Поляковка, 15 VII 1982, М. Князев, А. Беляев; Башкирия, Учалинский р-н, гора Улу-Тау в 2 км к востоку от д. Кутуево, 25 VIII 1997, М. Князев; Башкирия, Учалинский р-н, 2 км к западу от д. Новобайрамгулово, холм на правом берегу р. Миндяк, 25 VIII 1997, М. Князев; Челябинская обл., Верхнеуральский р-н, 2 км к западу от д. Малый Бугодак, каменистая степь, 19 VII 1997, П. Куликов (типовая желтоцветковая форма); Башкирия, Баймакский р-н, 10 км к западу от пос. Старый Сибай, близ истоков р. Большая Карагайла, вершина к югу от каньона, 9 IX 1985, М. Князев (пурпурноцветковая форма).

O. hippolytii Boriss., **2n = 48**. *Башкирия, оз. Асли-Куль, 23 VII 1980, Е. Смирнова.

O. spicata (Pall.) O. et B. Fedtsch., **2n = 16**. Свердловская обл., Режевской р-н, р. Реж, примерно 8 км ниже г. Реж, правый берег, примерно 1 км выше с. Першино, скалы Коровий Камень, 15 X 1995, М. Князев; Башкирия, Баймакский р-н, хребет Ирендык у шоссе Сибай—Мелеуз, около 5 км от г. Баймак, 7 VIII 1981, М. Князев, А. Беляев; Башкирия, Зилаирский р-н, крутой правый берег р. Крепостной Зилаир у шоссе Сибай—Мелеуз, к западу от пос. Юлдыбаево, 7 VIII 1981, М. Князев, А. Беляев; Челябинская обл., южная оконечность хребта Потанины Горы, к востоку от ж.-д. ст. Тюбук, 7 VIII 1993, М. Князев. **2n = 32.** Оренбургская обл., Гайский р-н, Губерлинские горы, балка Верх. Тышкас, 4 VII 1989, Л. Морозова; Оренбургская обл., Кувандыкский р-н, 15 км к северо-востоку от ж.-д. ст. Кувандык, близ ретранслятора, 28 VIII 1997, М. Князев.

O. uralensis (L.) DC., **2n = 16**. Пермская обл., р. Сылва, в 15—20 км ниже г. Кунгур, правый гипсовый берег, гора Подкаменная, 4 VII 1981, М. Князев; Свердловская обл., Красноуфимский р-н, пос. Бугалыш, северный холм, 5 VII 1981, М. Князев; Челябинская обл., Уйский р-н, правый берег р. Уй, в 1—2 км выше с. Пичугинского, 14 VI 1993, М. Князев; Челябинская обл., Чебаркульский р-н, верхнее течение р. Миасс к юго-западу от с. Смородинка, известняковые холмы по левому берегу, 20 V 1995, М. Князев. **2n = 32.** Свердловская обл., р. Вагран, в 1 км ниже г. Североуральска, правобережные скалы «Три брата», 8 IX 1995, М. Князев; Свердловская обл., Ивдельский р-н, р. Сосьва, в 5 км вверх от ж.-д. ст. Сама, левобережные скалы «Голова» против устья р. Талица, 10 IX 1995, М. Князев; Челябинская обл., хребет Потанины Горы между городами Касли и Кыштым, в 4 км к северо-востоку от ж.-д. ст. Тюбук, 7 VIII 1993, М. Князев.

Приводимое в ряде сводок (Хромосомные числа..., 1969; Крогулевич, Ростовцева, 1984; Васильченко, 1987; Числа хромосом..., 1990) для *O. uralensis* число хромосом (2n = 16) было определено на растениях из Сибири (Tschechow, 1930; Беляева, Сипливинский, 1976), ныне относимых к другим видам этого рода. Для *O. uralensis* в современном понимании объема данного вида как эндемика Урала (Васильченко, 1987) ранее приводилось лишь одно определение числа хромосом (у растений со скал на р. Илыч в Печоро-Илычском заповеднике, 2n = 32) (Лавренко и др., 1990), совпадающее с полученными нами результатами по североуральским популяциям этого вида.

Хотя впервые установленное нами для уральской части ареала *O. ambigua* число хромосом (2n = 32) совпало с имеющимися в литературе данными по этому виду для Алтая (Числа хромосом..., 1990), уральские растения в действительности принадлежат, по-видимому, к особому эндемичному виду (или видам). Для остальных приведенных в статье видов хромосомные числа указываются впервые. Выявленный нами полиморфизм по числу хромосом у *O. spicata* и *O. uralensis*, вероятно, связан с таксономической дифференциацией.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Беляева В. А., Сипливинский В. Н. Хромосомные числа и таксономия некоторых видов байкальской флоры. II // Бот. журн. 1976. Т. 61. № 6. С. 873—880.

Васильченко И. Т. К вопросу о генезисе рода Остролодочник — *Oxytropis* DC. // Бот. журн. 1965. Т. 50. № 3. С. 313—323.

Васильченко И. Т. Род Остролодочник — *Oxytropis* DC. // Флора европейской части СССР. Л., 1987. Т. 6. С. 76—81.

Крогулевич Р. Е., Ростовцева Т. С. Хромосомные числа цветковых растений Сибири и Дальнего Востока. Новосибирск, 1984. 286 с.

Лавренко А. Н., Сердитов Н. П., Улле З. Г. Числа хромосом некоторых видов цветковых растений Урала (Коми АССР) // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 11. С. 1622—1624.

Хромосомные числа цветковых растений / Под ред. Ан. А. Федорова. Л., 1969. 928 с.

Числа хромосом цветковых растений флоры СССР. Сем. *Aceraceae* — *Menyanthaceae* / Под ред. А. Л. Тахтаджяна. Л., 1990. 509 с.

Tschechow W. Karyologisch-systematische Untersuchung des Tribus *Galegae* Fam. *Leguminosae* (Vorläufige Mitteilung) // Planta. 1930. Bd 9. H. 4. S. 673—680.

Ботанический сад УрО РАН
Екатеринбург

Получено 8 XII 1997

ИСТОРИЯ НАУКИ

УДК 92 (47 + 57) : 58

© К. В. Манойленко

СТЕПАН ПЕТРОВИЧ КРАШЕНИННИКОВ (1711—1755): ПУТЕШЕСТВЕННИК, БОТАНИК, ПРОСВЕТИТЕЛЬ[1]

K. V. MANOJLENKO. STEPAN PETROVICH KRASHENINNIKOV (1711—1755), A TRAVELLER, BOTANIST AND ENLIGHTENER

Исследовательская и организационная деятельность С. П. Крашенинникова (1711—1755), связанная с изучением природных ресурсов России, оказала значительное влияние на развитие ботаники, зоологии, географии, этнографии, истории.

Жизнь и ученые занятия Крашенинникова четко разделяются на 2 взаимосвязанных этапа — экспедиционный и академический. На первом, экспедиционном, этапе (1733—1743) он проявил себя более всего как волевой и мужественный путешественник, разносторонний исследователь природы, пытливый и искусный наблюдатель: на втором (1743—1755) — как ученый, умеющий систематизировать, анализировать и обобщать собранный в экспедиции полевой материал, и как прогрессивный деятель в области просвещения. До настоящего времени не потерял своего значения неоднократно переизданный и переведенный на многие языки фундаментальный труд Крашенинникова (1755) «Описание земли Камчатки»[2] (Липшиц, Ливеровский, 1937; Андреев, 1939; Степанов, 1949; Полевой, 1994).

Первоначальный курс обучения Крашенинников прошел в Москве, в знаменитой Славяно-греко-латинской академии, где основательно овладел латынью, философией и риторикой. Непродолжительное время, менее 1 года (1732—1733), он занимался в гимназии Петербургской академии наук (Санкт-Петербургский филиал Архива РАН — ПФА РАН. Ф. 3. Оп. 1. №. 2332. Л. 71, 102), где воспринял идеи и методы работы своих учителей — ботаника И. Г. Гмелина и историка Г. Ф. Миллера.

С августа 1733 г. Крашенинников участвовал в работе Великой северной (Второй Камчатской) экспедиции, возглавляемой Витусом Берингом (Берг, 1948). В качестве студента ее академического отряда, руководимого Л. Делилем де ла Кройером, И. Г. Гмелином и Г. Ф. Миллером, он сопровождал их в путешествиях по Сибири. Здесь он сформировался в самобытного ученого и неутомимого исследователя. Позднее Крашенинников с благодарностью отзывался о Гмелине, о его «добром сердце и склонности к Российским студентам», которым он «... давал ... в Сибири лекции» (цит. по: Билярский, 1865: 60—61).

В 1737 г. Крашенинников был направлен на Камчатку.

Исследования природы, экономики, населения и истории Камчатки, которыми занимался Крашенинников во время почти 4-летних самостоятельных поездок по

---

[1] В основу статьи положен доклад, прочитанный на международной конференции «„Ungeduld und Verzweiflung. [Нетерпение и отчаяние]”. Georg Wilhelm Steller (1709—1746) und die Erforschung von Sibirien und Alaska» (8—12 ноября 1996 г., г. Галле, Германия), организованной «Franckesche Stiftungen».

[2] Описание земли Камчатки. Изд. 1-е — 1755 г., изд. 2-е — 1786 г., изд. 3-е — 1818—1819 гг. То же Изложение по подлиннику. Под ред. Н. В. Думитрашко и Л. Г. Каманина. М.: Географгиз, 1948. 292 с. То же [изд. 4-е]. Под ред. Л. С. Берга, А. А. Григорьева и Н. Н. Степанова. М.; Л.: Главсевморпуть, 1949. 842 с. (Ин-т географии и Геогр. о-во АН СССР). То же. Т. 1. СПб.; Петропавловск-Камчатский, 1994. 438 с.

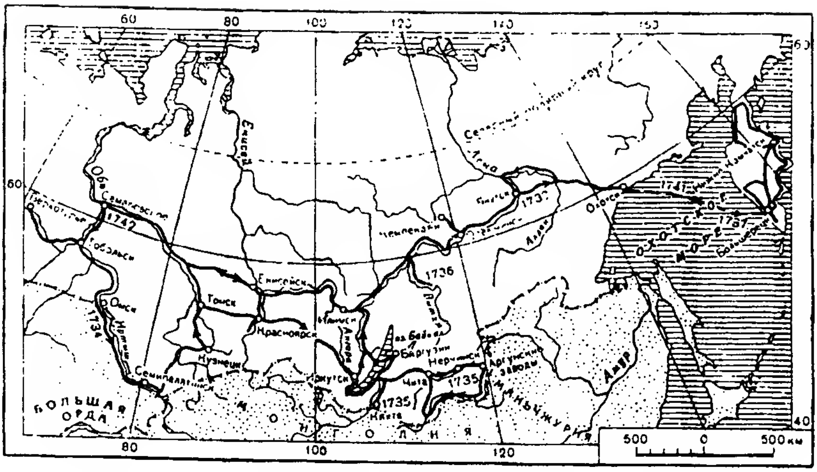


Рис. 1. Путешествие С. П. Крашеиинникова по Сибири (по: Берг, 1959).

полуострову (1737—1741), стали важной вехой в деле изучения естественных производительных сил России.

Следуя инструкциям Правительствующего сената и задачам, поставленным перед участниками академического отряда Второй камчатской экспедиции, Крашенинников проводил естественно-исторические и историко-географические исследования. Он собрал коллекции и сведения о флоре и фауне Камчатки, полезных ископаемых, термальных источниках, составил описания рек и населенных пунктов, привел метеорологические данные, записи наблюдений над приливами моря. Высокую оценку специалистов получили сообщения Крашенинникова этнографического и экономического плана, собранные им материалы о народностях Камчатки, их образе жизни, промыслах, языке (Никольский, 1939).

О своей работе Крашенинников постоянно информировал профессоров Гмелина и Миллера, которые тогда все еще находились в Сибири. Вместо них на Камчатку в 1740 г. прибыл адъюнкт Петербургской академии наук Г. В. Стеллер с предписанием возглавить исследование этого полуострова, включив в свою команду Крашенинникова. Это обстоятельство нашло отражение в рапортах последнего: «...сего октября 27 дня 1740 году получил я ордер от Вашего благородия, в котором написано: по силе де 37 пункта данной Вам от господ профессоров Гмелина и Миллера велено Вам по приезде Вашем в Большерецкий острог принять меня в Вашу комманду и пересмотреть у меня всякие мною чиненные с приезду моего на Камчатку наблюдения и исследования по данной мне от господ профессоров инструкции» (Крашенинников, 1949: 616).

Изучение Камчатки с этого времени продвинулось благодаря знаниям и усилиям Стеллера, а также его личной финансовой поддержке Крашенинникова и его спутника А. Горланова, находившихся в тот период в бедственном материальном положении. Стеллер писал: «Степан Крашенинников и Александр Горланов, как оные из С.-Петербурга отправились, то были еще в молодых летах и малы, а ныне уже находятся в совершенном возрасте, и из определенного им жалования ста рублей провианту купить и лошадей нанять не могли б, ежели б оным я помощи не учинил из моих собственных денег взаим» (цит. по: Пекарский, 1870: 594). В своих рапортах о ходе исследований Стеллер отмечал особое прилежание Крашенинникова.

Научные контакты Стеллера и Крашенинникова, о которых можно судить по опубликованным источникам и архивным документам, хранящимся в ПФА РАН, оказались очень плодотворными. В книге Стеллера (Steller, 1774) нашли отражение камчатские материалы Крашенинникова, а последний включил в свой труд (Краше-

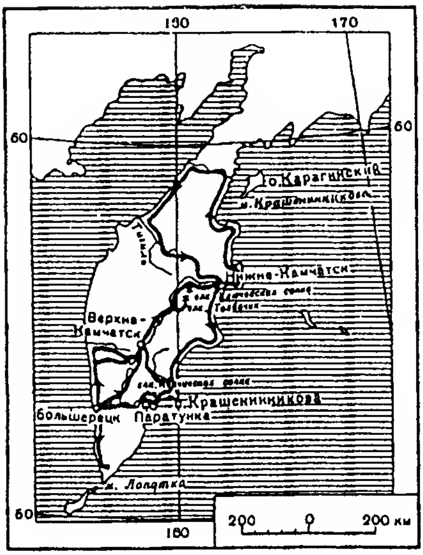


Рис. 2. Камчатские маршруты С. П. Крашенинникова (по: Берг, 1959).

нинников, 1755) фаунистические и флористические данные Стеллера, учел и его замечания и наблюдения в отношении плодородия почв на Камчатке, его суждения по вопросу возделывания там яровых и озимых хлебов и др.

В. Л. Комаров (1911, 1927) высоко оценил труды Крашенинникова и Стеллера как своих предшественников в исследовании растительного мира Камчатки. Первые работы по изучению флоры полуострова были выполнены именно этими учеными. В книге Крашенинникова «Описание земли Камчатки», в которой удачно соединились публицистическая направленность краеведческого материала с его художественным изложением, есть специальная глава о растениях: «О произрастающих, особливо которыя к содержанию тамошних народов употребляются». В ней описано 34 вида растений, приведены сведения об их использовании, местообитании, особенностях габитуса, в ряде случаев даны латинские диагнозы. Крашенинников обратил внимание на видовой состав камчатских лесов, определил доминирующие виды, оценил их как важнейший источник для хозяйственных нужд края; писал об употреблении в пищу камчадалами ряда местных трав, в частности представителей родов *Lilium* L., *Epilobium* L. и др., о распространении на Камчатке дикорастущих ягодников (морошка, брусника, клюква и др.). Интересны его материалы о лекарственных растениях, их лечебных свойствах.

Приведя обзор пищевых, кормовых, лекарственных, ядовитых и технических растений Камчатки, Крашенинников заложил основы региональной экономической ботаники. Ему принадлежит инициатива развития земледелия на Камчатке — своими опытами по возделыванию овощных и зерновых культур на заложенных в Большерецке огородах он доказал возможность земледелия в суровых условиях этого края. Он выступал за развитие животноводства на Камчатке — в главе «О свойстве Камчатской землицы в рассуждении недостатков ее и изобилия» говорится: «Травы по всей Камчатке без изъятия столь высоки и сочны, что подобных им трудно сыскать во всей Российской империи. При реках, озерах и в перелесках бывают оные гораздо выше человека, и так скоро растут, что на одном месте можно сено ставить по последней мере три раза в лето. Чего ради способнейших мест к содержанию скота желать не можно» (Крашенинников, 1755: 153—154).

Научное наследие Крашенинникова, включающее в себя как опубликованные труды, так и рукописные материалы (путевые журналы, рапорты, донесения, письма, реестры (Андреев, 1939; Гнучева, 1940)), дает представление о масштабах проведенной им работы, маршрутах путешествий, характере наблюдений, о его контактах с учеными — участниками экспедиции. Эти материалы свидетельствуют о том, что Крашенинников собрал ценные сведения в отношении не только Камчатки, но и Сибири — ее географии, населения, флоры и фауны. Показателен дорожный журнал Крашенинникова (1966) — «Дневник путешествия в 1734—1736 годах», который объективно раскрывает фактический вклад Крашенинникова в изучение Сибири. Его ботанические сборы в этом регионе, диагнозы растений, их зарисовки нашли использование в трудах И. Гмелина (Gmelin, 1747—1769, 1751), в том числе во «Flora sibirica...», впоследствии привлеченной Ч. Дарвином (1859, по: Дарвин, 1991) к обсуждению проблемы происхождения видов. Таким образом, Крашенинников вполне справедливо считается выдающимся исследователем Сибири первой половины XVIII в. наряду с такими естествоиспытателями, как И. Г. Гмелин, Д. Г. Мессершмидт, Г. Ф. Миллер, Г. В. Стеллер (Рупрехт, 1865; Бородин, 1908; Литвинов, 1909; Сочава, 1955).

Петербургский период (1743—1755) жизни и деятельности ученого, насыщенный обработкой экспедиционных материалов, научной, педагогической и организационной деятельностью, целиком связан с Академией наук. В 1745 г. Академия наук удостоила Крашенинникова звания адъюнкта натуральной истории, а в 1750 г. он был избран профессором натуральной истории и ботаники.[3]

В 1747—1749 гг. Крашенинников руководил Ботаническим садом Академии наук (Некрасова, 1945). До него сад находился в ведении И. Г. Сигезбека. Крашенинников осуществил организационные и научные дела по содержанию сада, составил каталоги культивируемых в нем растений, обработал собрание семян, заботился о пополнении коллекций (ПФА РАН. Ф. 3. Оп. 1. № 101. Л. 232—235; № 108. Л. 1—20). Он внес в Академию наук проект изучения растительности России. Просил Канцелярию организовать сборы семян во всех губерниях страны. Сборщикам семян Крашенинников рекомендовал обращать внимание на местонахождение растения, сообщать сведения о времени сбора семян. Он имел намерение высевать эти семена в Ботаническом саду Академии. Он считал, что «...таким образом не токмо можно умножить травы в академическим саду, но и с чужестранными ботаниками содержать переписку и мену семенами» (Материалы..., 1900: 423—424).

Исследовательская работа проводилась Крашенинниковым и в направлении экспериментальной ботаники и флористики. Показательны его статьи, опубликованные в 1750—1751 гг. В основе их лежат результаты его опытов по выращиванию четырех видов растений из семян, собранных ранее Стеллером, Т. Гербером и другими коллекторами в разных географических пунктах: Америка, Китай, Камчатка, районы Дона. Среди этих растений — горец, шалфей, василисник. Крашенинников ставил задачу: «показать, как травы на разных местах по разности климата вид свой переменяют» (Крашенинников, 1748: 77). Эти его работы проложили путь к изучению закономерностей географических изменений в развитии растений. В другой работе содержится морфологическое описание клена, культивируемого тогда в Ботаническом саду Академии наук (Крашенинников, 1748; Krascheninnikov, 1751).

С 1750 г. и вплоть до своей кончины в 1755 г. Крашенинников был ректором Академического университета и гимназии. Он способствовал совершенствованию методов обучения, укреплению дисциплины студентов, упражнял их в знаниях «стиля Российского» (Толстой, 1885: 41). Крашенинников экзаменовал юного И. И. Лепехина (1740—1802) и рекомендовал его к учебе, что и определило его путь в науку (Лукина, 1965).

Все это время основные усилия С. П. Крашенинникова были направлены на обработку и подготовку к публикации экспедиционных материалов по Камчатке — своих и Стеллера, скончавшегося в 1746 г.

Крашенинников составил опись материалов Стеллера, поступивших в Академию наук после смерти ученого. О ходе работы он сообщал в рапортах в Канцелярию Академии наук. Например, в мае 1749 г. он писал: «По указу Ее Императорского Величества из Канцелярии Академии наук велено мне Стеллеровы и собственные

---

[3] В апреле 1750 г. в Канцелярию Академии наук был направлен рапорт следующего содержания: «Понеже адъюнкт Степан Крашенинников, служа при Академии честно и беспорочно, через долгое время отправлял все положенные на него должности со всякою верностью и радением и был в путешествии камчатском один из российских ученых людей, которое отправил с немалым успехом к пользе Императорской Академии наук и к чести своей, сверх же того в науках, а особливо в истории натуральной и ботанике непостыдное в ученом свете искусство приобрел, и притом поступками своими оказал, что прилежный, кроткий и постоянный человек, чем всем довольно себя удостоил имени и содержания профессорского, — того ради в Канцелярии Академии наук определено: ему, Крашенинникову, от сего времени быть профессором истории натуральной и ботаники, а притом как членом академического, так и исторического собраний и во обоих оных собраниях заседать» (Материалы..., 1900: 381).

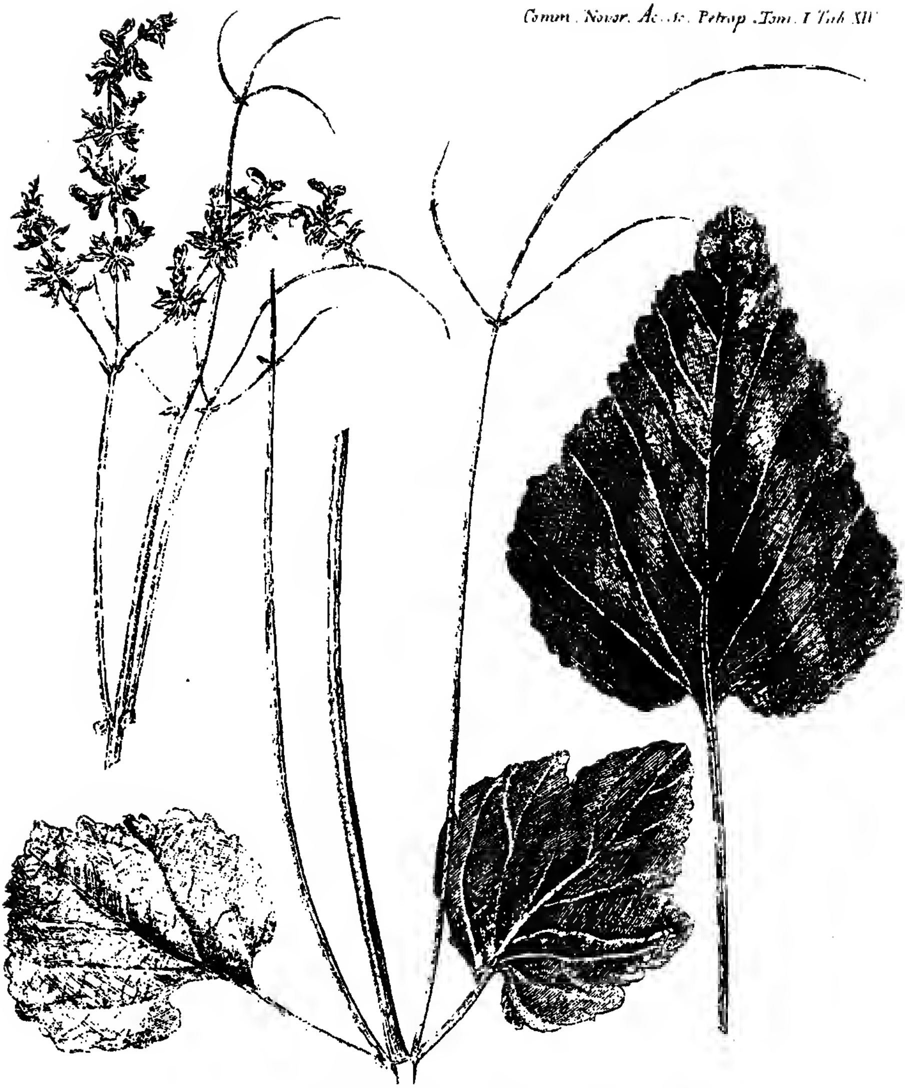

Comm. Novor. Ac. Sc. Petrop. Tom. I Tab. XII

Рис. 3. Иллюстрация к разделу «De *Salvia*» из работы Крашенинникова «Descriptiones Rariorum Plantarum» (Krascheninnikow, 1750 : 378—380).

мои камчатские дела приводить в порядок, в чем я по ныне и упражняюсь. Стеллеровы обсервации привел к окончанию ихтиологии. А собственные мои только до половины. 〈...〉 Все мои обсервации прежде по латыни писаны были, имеет быть теперь на русский язык и разделены на шесть частей» (ПФА РАН. Ф. 3. Оп. 1. № 130. Л. 304). В этом же рапорте он привел оглавление и своего будущего труда. По отзыву Крашенинникова и при его содействии (Андреев, 1939, 1940) в «Новых комментариях» увидел свет важнейший труд Стеллера о морских животных (Steller, 1751). Труды Крашенинникова по обработке и публикации материалов Стеллера сыграли важную роль в сохранении научного наследия замечательного ученого, в увековечении его памяти.

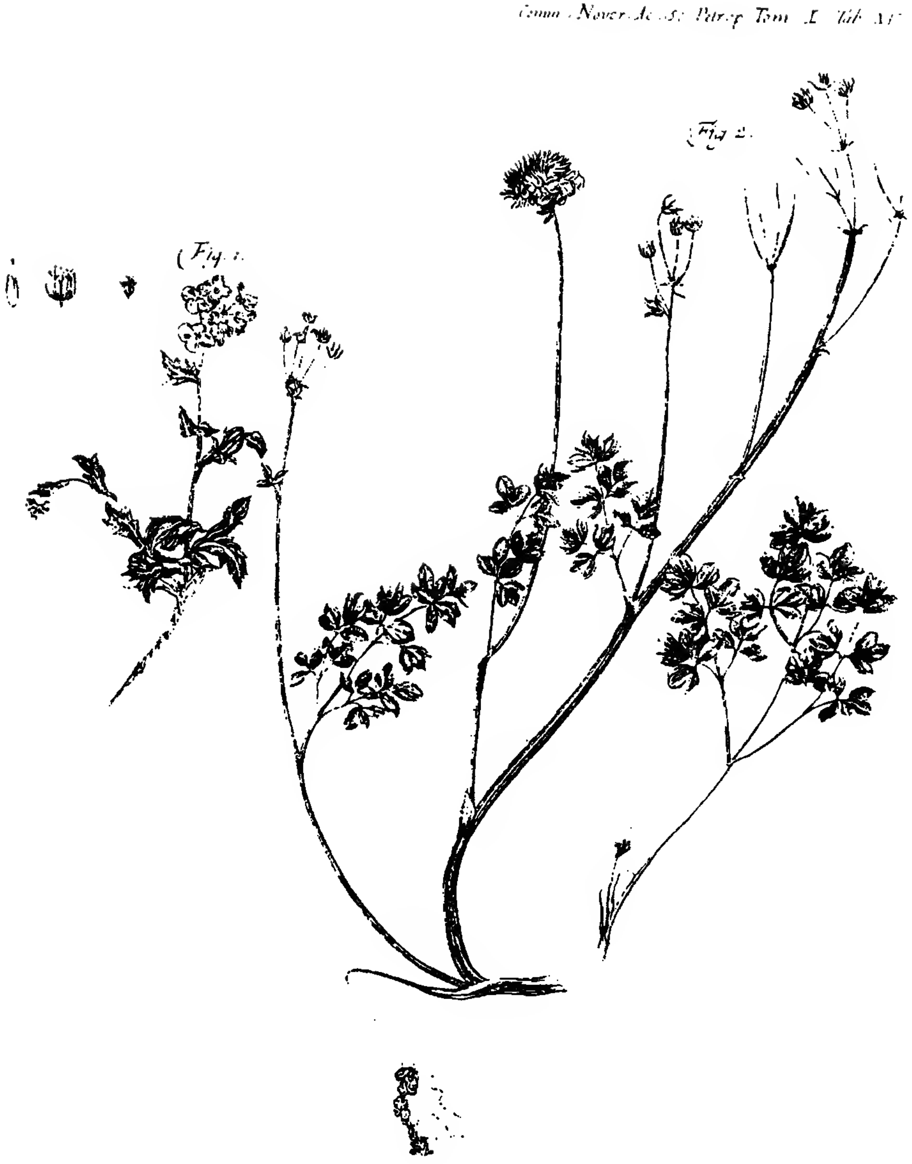

Comm. Novor. Ac. Sc. Petrop. Tom. I. Tab. XV
Fig. 1.
Fig. 2.

Рис. 4. Иллюстрация к разделу «De *Lunaria*» и «De *Thalictro*» из работы Крашенинникова «Descriptiones Rariorum Plantarum» (Krascheninnikow, 1750 : 380—384).

Собственная книга Крашенинникова о Камчатке начинает печататься по отзыву и при поддержке М. В. Ломоносова[4] и выходит в свет в 1755 г., в год смерти автора (Берг, 1959).

---

[4] В октябре 1751 г. М. В. Ломоносов подал рапорт в Канцелярию Академии наук: «Присланную ко мне сентября от 24 дня при ордере книгу, сочиненную профессором Крашенинниковым, называемую „Описание земли Камчатки" свидетельствовал, которую признаю за достойную напечатания ради изрядных об оной земли известий» (цит. по: Модзалевский, 1937: 321).

И в «петербургский» период Крашенинников не оставлял полевых исследований. Здесь он занимался изучением флоры Ингерманландии (Петербургской губернии). О характере предпринятых им исследований можно судить по рапорту в Канцелярию Академии наук, поданному в мае 1749 г. (ПФА РАН. Ф. 3. № 129. Л. 267). В программу своих работ Крашенинников включил не только сбор семян и описание растений, но и составление гербария для Кунсткамеры. Сохранился его план оснащения экспедиции. В перечне необходимого снаряжения указано количество судов, лошадей, железных ящиков для растений, бумаги для их засушивания и т. д. В поездках по Ингерманландии Крашенинникова сопровождал К. Щепин — переводчик Академии наук, в круг интересов которого входили также ботаника и медицина. Он помогал ученому в сборе растений, воспринимая при этом его ботанические знания.

Материалы этой экспедиции Крашенинников обобщил в рукописи «Flora Ingrica», где привел сведения не только о цветковых растениях, но и о грибах, водорослях, мхах, лишайниках. Однако его преждевременная смерть отодвинула на годы публикацию. Издание рукописи, содержащей описание более 500 видов растений, было осуществлено только в 1761 г. (Krascheninnikow, 1761) под редакцией Д. Гортера.

Редактор преувеличил степень своего участия в этой работе, которое заключалось в переводе описаний растений, составленных Крашенинниковым, с системы Ройена на систему Линнея, и дал повод усомниться в авторстве Крашенинникова (Липшиц, 1947). Необоснованные претензии Гортера обсуждались в Академическом собрании (ПФА РАН. Ф. 3. Оп. 1. № 260. Л. 259, 259 об.). По поручению Канцелярии Академии наук конфликтная ситуация была разрешена И. Кельрейтером, который в своем обстоятельном отзыве доказал авторство Крашенинникова и установил истинную роль Гортера (ПФА РАН. Ф. 3. Оп. 1. № 260. Л. 252—256).

Научные заслуги Крашенинникова высоко оценил К. Линней. В 1750 г. в письме из Упсалы он предложил ученому из России установить с ним корреспондентские связи: «Усмотря из Комментариев Вашей Академии, Государь мой, что Вы и изрядный порядок, и все обстоятельства наблюдаете в исследовании и описании произрастающих, сверх того, будучи о Вас давно уже известен из предисловия Сибирской флоры, что Вы с крайним прилежанием старались о сыскании редких трав, — не мог более преминуть, чтоб просить Вас о взаимной со мной переписке, касающейся до ботаники» (Материалы..., 1990: 598). Письма двух ученых раскрывают важные страницы в истории ботаники, углубляют представления о методах их работы, научных интересах, успехах в разработке систематики, морфологии и эмбриологии растений (Рязанская, 1958).

По рекомендации Крашенинникова Петербургская Академия наук в августе 1754 г. избрала К. Линнея своим почетным членом.

Ученый ратовал за развитие науки, за распространение просвещения в обществе, что нашло яркое выражение в его речи «О пользе наук и художеств», произнесенной в Академическом собрании в 1750 г. В речи интересны его суждения об адаптивных возможностях человека, обоснованные камчатскими материалами. Удивительно своевременно звучит утверждение Крашенинникова: «Блаженство и бедность рода человеческого единственно зависит от разности просвещения разума. Сколько кто может постигать истину, столько приближается и к сущему своему благополучию» (Крашенинников, 1750: 62).

В честь С. П. Крашенинникова названы многие растения, в том числе описанный И. А. Гильденштедтом в 1772 г. новый род *Krascheninnikovia* (терескен) (Рихтер, 1820; Липшиц, 1952; Копелевич, 1997).

Автор приносит глубокую благодарность проф. д-ру P. Raabe, д-ру W. Hintzsche, д-ру P. Willard за предоставленную возможность участия в работе конференции «Ungeduld und Verzweiflung» (Галле, 8—12 ноября 1996 г.).

Работа выполнена при финансовой поддержке РГНФ (проект № 97.0304443).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Андреев А. И. Жизнь и научные труды Степана Петровича Крашенинникова // Советский север. 1939. № 2. С. 5—64.

Андреев А. И. Ломоносов и Крашенинников // Ломоносов. Сборник статей и материалов. М.; Л., 1940. С. 286—296.

Берг Л. С. Путешествия акад. С. П. Крашенинникова по Камчатке (1737—1741) // Природа. 1948. № 5. С. 53—60.

Берг Л. С. Степан Петрович Крашенинников (1711—1755) // Отечественные физико-географы. М., 1959. С. 89—93.

Билярский П. С. Материалы для биографии Ломоносова. СПб., 1865. 817 с.

Бородин И. П. Коллекторы и коллекции по флоре Сибири. СПб., 1908. 245 с.

Гнучева В. Ф. Материалы для истории экспедиции Академии наук в XVIII и XIX веках. М.; Л., 1940. 310 с.

Дарвин Ч. Происхождение видов путем естественного отбора. СПб., 1991. 539 с.

Комаров В. Л. Два года на Камчатке // Землеведение. М., 1911. Кн. I—II. С. 144—188.

Комаров В. Л. Флора полуострова Камчатки. Л., 1927. Т. 1. 336 с.

Копелевич Ю. Х. Иоганн Антон Гильденштедт (1745—1781). М., 1997. 125 с.

Крашенинников С. П. Описание редких страв, сочиненное адъюнктом Степаном Крашенинниковым // Содержание ученых рассуждений Академии наук. СПб., 1748. Т. 1. С. 76—77.

Крашенинников С. П. Описание особливого роду клену // Содержание ученых рассуждений Академии наук. 1748. Т. 2. С. 35.

Крашенинников С. П. Речь о пользе наук и художеств // Торжество Академии наук. 6 IX 1750. СПб., 1750. С. 53—98.

Крашенинников С. П. Описание земли Камчатки. СПб., 1755. Т. 1. 438 с.; т. 2. 319 с.

Крашенинников С. П. Описание земли Камчатки. С приложением рапортов, донесений и других неопубликованных материалов. М.; Л., 1949. 841 с.

Крашенинников С. П. Дневник путешествия в 1734—1736 годах // С. П. Крашенинников в Сибири. Неопубликованные материалы. М.; Л., 1966. С. 49—85.

Липшиц С. Ю. Систематика, флористика и география растений // Очерки по истории русской ботаники. М., 1947. С. 9—114.

Липшиц С. Ю. Русские ботаники. Биографо-библиографический словарь. М., 1952. Т. 4. 643 с.

Липшиц С. Ю., Ливеровский Ю. А. Почвенно-ботанические исследования и проблема сельского хозяйства в центральной части долины реки Камчатки. М.; Л., 1937. 219 с.

Литвинов Д. И. Библиография флоры Сибири // Тр. Ботанического музея Академии наук. 1909. Вып. 5. С. 105—110.

Лукина Т. А. Иван Иванович Лепехин. М.; Л., 1965. 205 с.

Материалы для истории Императорской Академии наук. СПб., 1900. Т. 10. 776 с.

Модзалевский Л. Б. Рукописи Ломоносова в Академии наук СССР. М.; Л., 1937. 403 с.

Некрасова В. Л. К истории Ботанического сада Академии наук // Советская ботаника. 1945. Т. 13. № 2. С. 13—37.

Никольский Н. П. Крашенинников как этнограф Камчатки // Советский север. 1939. № 2. С. 65—83.

Пекарский П. История Императорской Академии наук в Петербурге. СПб., 1870. Т. 1. 775 с.

Полевой Б. П. Предисловие // С. П. Крашенинников. Описание земли Камчатки. СПб.; Петропавловск-Камчатский, 1994. Т. 1. С. 3—29.

Рихтер В. История медицины в России. М., 1820. Ч. 3. 544 с.

Рупрехт Ф. И. Материалы для истории Императорской Академии наук, по части ботаники // Приложение к «Запискам имп. Академии наук». СПб., 1865. Т. 7. С. 6—7.

Рязанская К. В. Переписка Карла Линнея с С. П. Крашенинниковым // Карл Линней. М., 1958. С. 230—260.

Сочава В. Б. Творческий путь С. П. Крашенинникова и значение его эпохи для развития ботанической географии в России // Бот. журн. 1955. № 4. С. 508—527.

Степанов Н. Н. Степан Петрович Крашенинников и его труд «Описание земли Камчатки» // Крашенинников С. П. Описание земли Камчатки. С приложением рапортов, донесений и других неопубликованных материалов. М.; Л., 1949. С. 13—84.

Толстой Д. А. Академический университет в XVIII столетии, по рукописным документам Архива Академии наук. СПб., 1885. 67 с.

Gmelin J. G. Flora sibirica sive historia plantarum sibiriae. Petropoli. 1747. T. 1. 221 S; 1749. T. 2. 240 S; 1768. T. 3. 276 S; 1769. T. 4. 214 S.

Gmelin J. G. Reise durch Sibirien, von dem Jahr 1733 bis 1743. Th. 1. Göttingen, 1751. 467 S

Kraschenіnnikow S. Descriptiones rariorum plantarum // Novi Commentarii Acad. Sci. Petropo 1750. T. 1. P. 375—384.

Kraschenіnnikow S. De Acere Foliis oblonge cordatis inaeqvaliter serratis // Novi Commentar Acad. Sci. Petropol. 1751. T. 2. P. 285—288.

Kraschenіnnikow S. Flora ingrica. Petropoli, 1761. 204 p.

Steller G. W. De Bestiis Marins // Novi Commentarii Acad. Sci. Petropol. 1751. T. 2. P. 289—398.

Steller G. W. Beschreibung von dem Lande Kamtschatka. Frankfurt; Leipzig, 1774. 384 S.

Институт истории естествознания
и техники им. С. И. Вавилова
Санкт-Петербург

Получено 28 I 199

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

УДК 92(47+57) : 581.5

ПАМЯТИ ПРОФЕССОРА ВАССИАНА СЕРГЕЕВИЧА ПОРФИРЬЕВА
(10 XII 1907—22 II 1990)
(К 90-летию со дня рождения)

S. Ya. FAIZULLINA. IN MEMORY OF THE PROFESSOR VASSIAN SERGEYEVICH PORFIRIYEV (10 XII 1907—22 II 1990) (TO THE 90th ANNIVERSARY FROM HIS BIRTH)

10 декабря 1997 г. исполнилось бы 90 лет известному ученому, воспитаннику Казанской школы геоботаников, члену Всесоюзного ботанического общества, доктору биологических наук, профессору Вассиану Сергеевичу Порфирьеву. Он был сыном, внуком и праправнуком профессоров, потомственным дворянином древнего рода. Его прапрадед Гордий Семенович Саблуков, первый научный наставник Н. Г. Чернышевского (Ланщиков, 1982), широко известен как переводчик Корана. Дед Иван Яковлевич Порфирьев, сын дочери Саблукова, как и прапрадед В. С., работал в Духовной академии г. Казани. Отец В. С., Сергей Иванович, сотрудничал в Обществе истории, археологии и этнографии. По одной из своих работ (Порфирьев, 1943) он особенно знаком ботаникам.

Человек академического плана, В. С. прожил нелегкую жизнь вузовского работника, уделяя много времени и энергии преподаванию. Немногословный, сосредоточенный, В. С. производил впечатление замкнутого человека, но мы, студенты Казанского педагогического института, где в 1960-е годы В. С., не пользуясь конспектами, читал анатомию, морфологию, систематику и географию растений, ему симпатизировали и выделяли среди других преподавателей за содержательные, интересные, как сейчас сказали бы, глубоко экологизированные лекции, широкий диапазон знаний. Было видно, что он всегда в курсе научных достижений — о наиболее ярких мы узнавали на лекциях. Казалось, он знаком со всеми ботаниками, почвоведами, географами и геологами. Каждый новый термин им тут же переводился, автор нововведения назывался по имени и отчеству.

Ежегодные выезды со студентами на учебную полевую практику в различные уголки таежных лесов Татарской и Марийской республик давали ему возможность собирать научный материал. Он оставался полевиком до преклонных лет. Мои сокурсники, отслужившие в армии, люди с жизненным опытом, удивлялись высокой работоспособности и выносливости своего руководителя (ему тогда было 55 лет), педантизму, скрупулезности в сборе полевого материала, рациональному использованию каждой минуты короткой практики, отличному знанию флоры. У В. С. никогда не возникало проблем с дисциплиной студентов: все были погружены в работу.

В. С. был достойным учеником Казанской школы геоботаников. В течение всей жизни он последовательно развивал идеи С. И. Коржинского и особенно А. Я. Гордягина. В. С. продолжил фундаментальные работы своего учителя и достиг высокого профессионализма. Он не представлял себе геоботанических исследований без учета условий среды: рельефа, почв, материнских пород. Это стремление увязать распределение растительного покрова с характером коренных отложений и рельефом появилось у казанских естествоиспытателей, начиная с М. Н. Богданова (1871), который был удивлен обезлесенностью пойм и нахождением лесов на водоразделах. Это породило массу гипотез и лишь в середине нашего столетия нашло простое объяснение: сведение лесов человеком, стремившимся селиться ближе к воде.

В. С. не ограничивался визуальными наблюдениями. Он работал в содружестве с геоморфологами, обычно с А. С. Тайсиным, осуществляя комплексные исследования, изучая при этом и почвы. В. С. часто повторял слова А. Я. Гордягина о том, что почва является памятником былых растительных формаций.

В. С. известен как знаток хвойно-широколиственных лесов Волжско-Камского края. Им описаны ведущие ценозы и выявлены закономерности их распределения в рельефе, изучены экологические и генетические связи этих сообществ в ходе эволюции местных ландшафтов, сопоставлены долинные и водораздельные хвойно-широколиственные леса. Отмечая, что граница между лесом и степью совмещается с южной границей распределения ели, он различает северные и южные широколиственные леса: первые в пределах ареала ели с единичным ее участием и присутствием формационных реликтов ели в пониженных элементах рельефа, вторые — без ели и ее спутников, обычные на плато северной лесостепи. Для собственно лесостепи, по его наблюдениям, характерны дубово-березовые колковые леса. Интразональными являются сосновые и сосново-широколиственные леса на аллювиальных отложениях речных долин, реже — на элювиальных отложениях водоразделов и на карбонатных склонах.

Как и С. И. Коржинский (1888, 1891), он, уделяя много внимания истории растительного покрова (Порфирьев, 1975), придавал большое значение тем изменениям в природе, которые определялись деятельностью человека. В. С. приводит обширный материал, свидетельствующий о возрастании антропогенного фактора, о введении человеком новых вторичных местообитаний (Порфирьев, 1963). Обезлесевание на южном пределе ареала ели, связанное с ростом плотности населения, вызвало, по его мнению, снижение влажности воздуха и почв. Эти новые экологические условия и способствовали выпадению ели из состава смешанных лесов. В. С. считает, что с 90-х годов XIX в. смена еловых лесов елово-широколиственными и изменение подзолистых почв в дерново-подзолистые закрепились. Эрозия и иссушение почв привели к еше большему снижению жизненности ели. Она вымерзает, усыхает, снижает семенную продукцию, поедается короедами. Появление елового подроста становится невозможным из-за образованной опавшими листьями широколиственных пород лесной подстилки, препятствующей прорастанию еловых семян. Широколиственные леса, производные от хвойно-широколиственных, как отмечает В. С., отличаются не только флористически. Они имеют пониженную жизненность, более низкий класс бонитета, меньшую устойчивость к морозам, бóльшую фаутность, хуже возобновляются.

В своих публикациях В. С. приводит новые и новые доказательства большей роли ели в хвойно-широколиственных лесах Волжско-Камского края в прошлом. Данные по пыльцевому анализу четвертичных отложений (Шаландина, 1972), собственные исследования почв, обширный фактический материал позволили ему представить динамику распространения ели на ее южной границе в Татарской АССР (Порфирьев, Шаландина, 1984). Он уточняет, что прототипом современных хвойно-широколиственных лесов на элювиях пород и четвертичных суглинках были не ельники-зеленомошники, как утверждал С. И. Коржинский, а ельники сложные (Порфирьев, 1975).

Совместное изучение парцеллярной структуры елово-широколиственных лесов с М. М. Алейниковой и Н. М. Утробиной (Алейникова и др., 1979) позволили ему и по составу фауны почвообитающих беспозвоночных этих лесов подтвердить свое мнение о трансформации еловых лесов в елово-широколиственные.

Систематически собранные, накопленные и изученные геоботанические описания дали возможность В. С. составить подробную характеристику хвойно-широколиственных лесов (Порфирьев, 1961, 1975, 1977, 1981 и др.; Гаранин и др., 1971), а это имеет огромное значение для решения проблем рационального использования природных ресурсов и охраны окружающей среды в настоящее время и для моделирования природных экосистем в будущем.

В. С. уделял внимание и восстановлению лесных сообществ, считая, что при этом следует учитывать естественные условия местопроизрастания древесных пород. Он писал, что сосны, посаженные на суглинистые почвы, самой природой предназначенные для ели, хотя и растут хорошо, но дают древесину крупнослойную, не обладающую ценными качествами, которые характерны для сосен, выросших на свежих песчаных почвах (Порфирьев, 1963). Напротив, супеси, занятые липняками и подстилаемые на глубине более 50 см суглинками, он рекомендовал для посадки сосны.

Если хвойно-широколиственные леса были явной любовью В. С., то степи, растительность карбонатных обнажений, — тайной, не успевшей раскрыться из-за недостатка времени и преданности первой любви. Мне, по его совету повторившей маршрут акад. С. И. Коржинского в Татарском Предволжье, известны глубокий интерес В. С. к проблеме происхождения степей, к вопросу о реликтах и эндемиках меловых обнажений, отличное знание литературы по степям, степной флоры.

Все работы В. С. представляют собой золотой фонд отечественной науки, но особенное восхищение вызывают «Елово-широколиственные леса Раифы» (1961) и «Вопросы изучения и охраны лесного растительного покрова Татарской АССР и сопредельных территорий» (1975), написанные в присущей ему манере, когда словам тесно, а мыслям просторно.

В. С. прожил творчески насыщенную, красивую жизнь, и трудно примириться с тем, что этого деликатного, глубоко интеллигентного человека нет больше с нами. Статья «О ценотических территориальных комплексах» (Порфирьев, 1984) была лебединой песнью ученого, стоила ему большого мужества, так как написана в период его тяжелой болезни.

Я бесконечно благодарна своему Учителю и счастлива, что мне выпала возможность быть его ученицей, общаться с ним и его высокообразованной семьей, всегда бывшей для В. С. надежным тылом.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алейникова М. М., Порфирьев В. С., Утробина Н. М. Парцеллярная структура елово-широколиственных лесов востока европейской части СССР. М., 1979. 91 с.

Богданов М. Н. Птицы и звери черноземной полосы Поволжья и долины Средней и Нижней Волги (биогеографические материалы). Казань, 1871. 227 с.

Гаранин В. И., Марков М. В., Порфирьев В. С., Ступишин А. В. Охрана ландшафта и памятников природы // Природа Татарии и ее охрана. Казань, 1971. С. 141—161.

Коржинский С. И. Северная граница черноземно-степной области восточной полосы Европейской России в ботанико-географическом и почвенном отношении. Казань, 1888. Т. 1. 253 с.; 1891. Т. 2. 201 с.

Ланщиков А. П. Н. Г. Чернышевский. М., 1982. 399 с.

Порфирьев В. С. Елово-широколиственные леса Раифы // Уч. зап. Казанск. ун-та. 1961. Т. 121. Кн. 9. С. 63—145.

Порфирьев В. С. Об охране растительных ресурсов Татарии // Природа Татарии и ее охрана. Казаиь, 1963. С. 58—63.

Порфирьев В. С. Вопросы изучения и охраиы лесного растительного покрова Татарской АССР и сопредельных территорий // Охрана природы и биоценология. Казань, 1975. С. 19—76.

Порфирьев В. С. Южнотаежные памятники природы, Сурнарское лесничество // Охрана природы и биогеоценология. Казань, 1977. С. 4—52.

Порфирьев В. С. О растительности Кленовой горы // Биология растений Среднего Поволжья. Йошкар-Ола, 1981. С. 63—81.

Порфирьев В. С. О ценотических территориальных комплексах // Бот. журн. 1984. Т. 69. № 1. С. 61—68.

Порфирьев В. С., Шаландина В. Т. О динамике распространения ели на ее южной границе в Татарской АССР // Биол. науки. 1984. № 3. С. 78—82.

Порфирьев С. И. Гранные деревья межевых актов XVI века по Казанскому краю // Сов. ботаника. 1943. № 3. С. 223—227.

Шаландина В. Т. Основные черты истории лесов Татарии в голоцене // Науч. докл. высш. школы. Биол. науки 1972. № 8. С. 76—80.

© С. Я. Файзуллина

Марийский государственный университет
Йошкар-Ола

Получено 24 X 1997

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01 : 581.3

Э. С. Терехин. Семя и семенное размножение. СПб.: Мир и семья-95, 1996. 376 с.

I. I. SHAMROV. *E. S. TERYOKHIN.* SEED AND SEED REPRODUCTION. 1996

Интерес к эмбриологии растений постоянно возрастает, что обусловлено, в частности, расширяющимся внедрением биотехнологии в генетику, селекцию и практическое семеноводство. Успешное применение новых нестандартных технологий в этих отраслях народного хозяйства зависит прежде всего от знания теоретических основ семенной репродукции растений, что является предметом эмбриологии. В этой связи выход в свет книги «Семя и семенное размножение», написанной известным эмбриологом Э. С. Терехиным, представляется весьма своевременным. В рецензируемой книге даны основные сведения о строении и развитии семени, для того чтобы ввести читателя в проблемы семенного воспроизведения. В качестве справочно-учебного пособия книга рассчитана на студентов, аспирантов биологических и агрономических вузов, агрономов, селекционеров и растениеводов.

Книга «Семя и семенное размножение» состоит из 11 глав и включает в себя список литературы (в конце каждой главы), словарь основных терминов и указатель латинских названий растений. Статьи расположены по тематическому признаку. Текст изложен на 376 страницах и иллюстрирован большим числом рисунков, схем и микрофотографий.

Прежде всего надо отметить, что книга написана простым и доступным языком, легко читается и в основном приближена к стилю учебника.

В настоящее время появилась тенденция к расширению традиционных границ эмбриологии. Это в определенной степени относится и к рецензируемой монографии, в которой рассматриваются не только основы семенного воспроизведения (развитие семязачатка и семени, мегаспоро- и гаметогенез, эмбрио- и эндоспермогенез), но и системы скрещиваний, типы семян и закономерности их эволюции, а также размножение растений спорами. Такой подход, по нашему мнению, является удачным и весьма полезным. Автору удалось, рассматривая особенности жизненного цикла и чередования поколений у высших споровых и семенных растений, найти взаимосвязи между этими группами растений. Такие признаки, как гетероспория, фиксация мегаспоры в спорангии, эндоспоровое развитие гаметофита, распространение зародышей всей системой мегаспорангия, свидетельствуют о переходе к «семенному образу жизни».

Большое внимание Э. С. Терехин уделил рассмотрению рекомбинационных систем, создающих генетическую изменчивость, что очень важно при оценке репродуктивного успеха популяций. Сделана попытка внедрить в эмбриологию ряд идей, уже апробированных в зарубежных исследованиях. К ним относится показатель оценки энергетических затрат на опыление, выражающийся соотношением числа пыльцевых зерен и семязачатков.

Удачным, на наш взгляд, является обсуждение в сравнительном плане апомиксиса и амфимиксиса (специальной главы по апомиксису в книге нет). Особенности апомиксиса учитываются при анализе мегаспоро- и гаметогенеза, а также характера воспроизведения (бипарентальном и унипарентальном). Такой подход позволяет сравнивать вышеуказанные процессы и выявлять их специфику при амфи- и апомиксисе. Заслугой Э. С. Терехина является то, что ему удалось наметить основные направления эволюции зародыша на основе сравнительного анализа эмбриогенеза покрытосеменных и голосеменных растений.

В книге приведен целый ряд оригинальных классификаций, концепций и новых подходов к типизации эмбриональных структур: классификации зародышевых мешков (типов развития), концепция о взаимоотношениях зародыша и эндосперма при развитии семени и прорастании, концепция об эволюции женского гаметофита и оплодотворении, новый подход к трактовке редуцированных и не дифференцированных на органы зародышей и пониманию гомологии зародышей голосеменных и покрытосеменных растений. Следует подчеркнуть, что разделы, в которых они представлены, написаны на уровне солидного исследования, с привлечением большого числа литературных источников.

При написании статей автор следует по большей части традиционной терминологии. Наряду с этим, предлагается ряд новых терминов: «партеногенез синергиды», «эпиарх», «эпикрассинуцеллятные семязачатки». В эпиарх, например, включаются нуцеллярный колпачок и париетальная ткань, поскольку, по мнению Э. С. Терехина, в сформированном нуцеллусе происхождение этих тканей практически невозможно различить. Однако вряд ли целесообразно выделять термин «эпиарх». Изучая структуры в динамике, всегда с уверенностью можно провести границу между нуцеллярным колпачком и париетальной тканью, которые имеют свой генезис и характерное строение клеток.

На суд читателей выносится термин «пенетрация» вместо существующего термина «прогамная фаза». Следует отметить, что понятие «прогамная фаза» должно рассматриваться в контексте с другими понятиями — «фаза гамогенеза», «постгамная фаза». Эти фазы как составляющие процесса оплодотворения были предложены И. М. Поляковым (1970) на основе физиолого-биохимических исследований по взаимодействию пыльцы и пыльцевых трубок с тканями рыльца, столбика, завязи, семязачатка и развивающегося зародыша. По мнению Полякова, прогамная фаза длится вплоть до подхода пыльцевых трубок к семязачаткам. Фаза гамогенеза включает в себя взаимодействие пыльцевых трубок с тканями семязачатка, в том числе и двойное оплодотворение. Эмбриологи традиционно все процессы до вхождения пыльцевой трубки в зародышевый мешок обозначают термином «прогамная фаза». Однако смысл последнего, так же как и терминов «фаза гамогенеза» и «постгамная фаза», все же мало ясен. С этой точки зрения термин «пенетрация» (от англ. penetration — проникновение, вхождение), предложенный Э. С. Терехиным, является, на наш взгляд, предпочтительным, так как отражает суть явлений, происходящих от момента попадания пыльцы на рыльце до вхождения пыльцевой трубки в зародышевый мешок. Возможно, что он в будущем приживется в эмбриологической литературе, хотя и не совсем благозвучен, представляя собой прямую транскрипцию слова «penetration» с английского на русский.

При анализе терминов, используемых в рецензируемой книге, важно иметь в виду то обстоятельство, что Э. С. Терехин очень часто обращается к уже достаточно известным монографиям и сводкам. При этом, к сожалению, практически не использован богатый материал 1-го тома книги «Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции» (1994), специально посвященного вопросам терминологии пыльника и семязачатка.

Следует остановится на ряде замечаний. Прежде всего это касается названия монографии. Исходя из содержания книги ее лучше было бы назвать «Семя и семенное воспроизведение». Об этом сам автор пишет в предисловии к книге, однако по каким-то не вполне ясным причинам книга получила окончательное название «Семя и семенное размножение». Далее, лишь с известной оговоркой можно согласиться с тем, что рецензируемая монография относится к категории учебно-справочных пособий. Материал книги написан неровно. Бóльшая часть его соответствует стилю учебника, но не справочного пособия. В ряде случаев используемая терминология отражает личную точку зрения автора, а не общепризнанное мнение. Кроме того, солидную долю монографии составляют оригинальные классификации, концепции и подходы, которые, как уже было отмечено выше, написаны на уровне солидного научного исследования. При этом альтернативные классификации, концепции и подходы, существующие в литературе, не всегда отражены в полной мере. Автор порой пытается навязать читателю мнение о том, что его классификации самые простые, удобные и необходимые (см., например: «Агамоспермия», с. 36—37). Не всегда точно и ясно излагается мысль, в погоне за доступностью и простотой изложения материала делаются неизбежные ошибки. Специалисты, занимающиеся различными аспектами развития семязачатка и семени, будут удивлены, обнаружив ряд «открытий», таких как «нуцеллярный обтуратор», «бокаловидный подиум», уже имеющихся в литературе.

Трудно согласиться и с рядом других положений автора, высказанных в монографии. Так, Э. С. Терехин не всегда четко пишет, что такое мегаспорангий — это нуцеллус или нуцеллус с покровами (семязачаток) (см., например, с. 45). Смешиваются понятия «инициация примордия семязачатка» и «инициация нуцеллуса». По мнению Э. С. Терехина, интегументы (покровы нуцеллуса, по Э. Т.) образуются именно на нуцеллусе, реже на фуникулусе. Как свидетельствуют имеющиеся данные, интегументы, как и нуцеллус, возникают на базе примордия семязачатка, что подтверждается их генезисом.

Неясно также, из какого литературного источника взято утверждение о том, что «От поведения клеток субэпидермального (и, в определенных случаях, третьего, глубже расположенного) слоя плаценты, как выяснилось, зависит величина (массивность) развития нуцеллуса» (с. 48). В литературе на этот счет существуют разные точки зрения. Необходимо также подчеркнуть, что категории двух- и трехзонности, используемые для характеристики примордиев семязачатков, вряд ли стоит автоматически переносить на нуцеллус, как это делает Э. С. Терехин.

Известно, что понятия «париетальная клетка» и «кроющая клетка» являются синонимами. Однако в тексте автор использует термин «париетальная клетка», а в подписях к рисункам (например, рис. 3) — «кроющая клетка», но нигде не говорится, что это синонимы. В ряде случаев сделана попытка подменить понятие «париетальная ткань» понятием «покровная ткань». На наш взгляд, покровная ткань включает в себя не только париетальную ткань, но и эпидерму.

Трудно согласиться и с трактовкой таких структур, как гипостаза, подиум и постамент. Понимание этих структур, как известно, неоднозначно и претерпело изменения с момента их введения до появления новых данных по развитию семязачатка. Самое главное, они имеют свой генезис, и их нельзя рассматривать как результат деструкции каких-то тканей в процессе развития, хотя их клетки в процессе созревания семени могут иметь сходное строение (например, утолщенные клеточные оболочки) в связи с выполнением сходной функции. Следует подчеркнуть, что на рис. 9 постаментом (нуцеллярной колонкой) Э. С. Терехин называет всю халазальную зону нуцеллуса, а в тексте и словаре основных терминов под постаментом понимается лишь ее центральная часть после абсорбции зародышевым мешком латеральной части этой зоны.

В заключение необходимо еще раз подчеркнуть, что актуальность рецензируемой книги несомненна. Потребность и необходимость ее велики для биологов широкого профиля. Она может быть использована не только разными специалистами в области репродуктивной биологии, но и как учебное пособие в вузах. Остается надеяться, что при следующем издаиии будут учтены замечания, высказанные, возможно, и в других рецензиях, что несомненно повысит интерес к ней читателей.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Поляков И. М. Три фазы процесса оплодотворения у цветковых растений // Респ. межвед. темат. науч. сб. «Селекция и семеноводство». Киев, 1970. Вып. 15. С. 3—12.

Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции / Под ред. Т. Б. Батыгиной. СПб., 1994. Т. 1. 320 с.

© *И. И. Шамров*

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 18 IV 1997

ПРАВИЛА ДЛЯ АВТОРОВ

The Botanical Journal is the edition of the Russian Botanical Society. Its main tack is to give a correct interpretation of the most important theoretical and methodological trends in modern botany evolution. Articles of Russian and foreign authors are published in the Botanical Journal. They are published in Russian and in English. The instructions to authors are also presented.

«Ботанический журнал» является печатным органом Русского ботанического общества и ставит своей основной задачей освещение важнейших теоретических и методологических направлений развития современной ботаники.

Журнал включает в себя следующие разделы.

Обзорные статьи.
Оригинальные статьи.
Сообщения.
Систематические обзоры и новые таксоны.
Флористические находки.
Охрана растительного мира.
Методика ботанических исследований.
Числа хромосом.
История науки.
Юбилеи и даты.
Потери науки.
Критика и библиография.
Ботанические путешествия.
Хроника.
В Русском ботаническом обществе (информация о деятельности РБО).
Письма в редакцию.

В Ботаническом журнале печатаются статьи российских (как правило, членов РБО) и иностранных авторов, содержащие не опубликованные ранее новые фактические данные и теоретические выводы. Статьи публикуются на русском или английском языке. К статье должно быть приложено заявление, в котором необходимо указать:

а) фамилию, имя, отчество (полностью) автора (авторов);
б) членство в РБО (номер членского билета);
в) специальность, ученую степень и звание;
г) адрес и телефон;
д) если авторов несколько, указать, с кем из них вести переписку.

Примечание. Статьи аспирантов и стажеров должны иметь отзывы руководителей.

Редакция Ботанического журнала просит авторов при направлении статей в печать руководствоваться изложенными далее правилами.

1. В редакцию представлять 2 экземпляра статьи, напечатанной через 2 интервала на пишущей машинке с крупным (стандартным) шрифтом и черной лентой на одной стороне нескрепленных листов писчей бумаги формата А4. Оттиски шрифта на

бумаге должны быть четкими. Поля сверху, снизу и слева — 3 см. Статья, отпечатанная на компьютере, должна отвечать тем же требованиям.

2. Объем статей не должен превышать (при условии длины строки — не более 65 печ. знаков и числа строк на листе — не более 30): для обзорных — 25 стр. машинописного текста; для оригинальных статей — 22; для сообщений — 15; для статей, помещаемых в разделы «Критика и библиография», «Юбилеи и даты», «Потери науки», «В Русском ботаническом обществе» и «Хроника», — не более 5—6 стр. В этот объем входят таблицы, литература и подписи под рисунками (текстовыми и вклейками). Объем рисунков не должен превышать 1/4 объема статьи.

3. Статьи с материалами о новых таксонах (видах и внутривидовых таксонах) рассматриваются только при присылке типа или изотипа этих таксонов. Со статьями о новых флористических находках должны быть присланы дубликаты образцов.

Примечание. Гербарные образцы следует высылать либо в редакцию Ботанического журнала, либо в Ботанический институт им. В. Л. Комарова на имя Д. В. Гельтмана с пометкой «Для Ботанического журнала».

4. Статьи с материалами о новых таксонах должны иметь латинский (для палеоботанических работ диагноз может быть представлен либо на латинском, либо на английском языке) и русский тексты описаний новых таксонов.

Примечание. В соответствии с рекомендацией Международного ботанического кодекса тип (для новых таксонов) указывается после диагноза или описания.

5. Статьи должны быть правильно оформлены.

А. Общий порядок расположения частей статьи

1. УДК.
2. Инициалы, фамилия автора.
3. Название статьи.
4. Инициалы, фамилия автора и название статьи на англ. яз.
5. Аннотация (не более 15 строк м. п.). [В конце аннотации следует привести ключевые слова].
6. Собственно текст статьи. [Статьи экспериментального характера, как правило, должны иметь разделы: Введение (без заголовка), Материал и методика, Результаты и их обсуждение, Выводы].
7. Список литературы (с новой страницы).
8. Наименование учреждения, в котором была выполнена работа, и город, где оно находится.
9. Подпись автора (авторов).
10. Подписи к рисункам и таблицам-вклейкам (на отдельной странице).
11. Резюме на англ. яз.[1] (на отдельной странице).

Б. Оформление текста

1. Вся разметка в статье, а именно выделение курсива, разрядки и т. п., делается от руки карандашом. Курсив в статье выделяют волнистой линией снизу, разрядку — штриховой линией снизу. Римские цифры I, II, III и другие подчеркивать сверху и снизу для отличия от арабской цифры 1 и букв П и Ш; обозначения сносок делать цифрами (не звездочками) и ставить их после знаков препинания (принята сквозная нумерация сносок в тексте статьи); в десятичных дробях ставить точки после целых чисел; точку же как знак умножения ставить на среднюю линию; если цифры даются столбцами, то при повторении не ставить кавычек, а повторить цифры.

---

[1] Если статья будет публиковаться на англ. яз., то п. 2, 3, 5—10 должны быть представлены на англ. яз., п. 4, 11 — на русском.

В сомнительных случаях обязательно следует отмечать строчные буквы двумя черточками сверху, а прописные — двумя черточками снизу (например, О̲ — прописная буква, о̄ — строчная буква, 0 — нуль не подчеркивать; 3 — цифра три, З̲ — прописная буква).

Все особые знаки, а также буквы греческого и других алфавитов необходимо пояснять на полях.

2. Рисунки и текстовые таблицы следует нумеровать арабскими цифрами в порядке первого упоминания и писать сокращенно: рис. 1, рис. 2, табл. 1, табл. 2 в круглых скобках или в общем контексте, на полях статьи делать разметку расстановки рисунков и таблиц (рис. 1, табл. 2 и т. д.). Фотографии, помещаемые в тексте, обозначать как рисунки; помещаемые на вклейках — римскими цифрами (табл. I, табл. II и т. д.) и так же писать в тексте (в подписях — таблица I).

Если рисунок один или таблица одна, то в тексте писать: см. рисунок, см. таблицу (если таблица текстовая), см. таблицу-вклейку (если это вклейка).

3. Латинские названия растений и фамилии авторов таксонов должны быть напечатаны на машинке; авторов таксонов следует называть один раз при первом упоминании таксона в тексте статьи.

Латинские названия растений должны быть приведены по новейшим источникам (это не касается понимания границ таксонов).

4. В таксономических статьях при названии видов и их синонимов следует приводить только первоисточники и крайне необходимую для раскрытия темы статьи литературу.

5. Названия учреждений при первом упоминании их в тексте даются полностью и сразу же в скобках приводится общепринятое сокращение; при повторных упоминаниях дается сокращенное название учреждений. Пример: Ботанический институт им. В. Л. Комарова (БИН) РАН, повторно — БИН, в лабораториях БИН и т. д.

6. Фамилии иностранных авторов приводятся только в оригинальном написании. При первом упоминании в тексте приводятся инициалы автора, при повторном ииициалы опускаются (повторно ииициалы приводятся только при фамилиях авторов-однофамильцев).

7. Ссылки на литературу даются в такой форме: 1) в случае, когда фамилия автора дана в тексте: «указывал еще В. Л. Комаров (1909)»; 2) в случае, когда фамилия автора не дана в тексте: «как прежде указывалось (Комаров, 1909)»; 3) в случае указания страниц: «(Комаров, 1909 : 8—11)»; для иностранных работ: «указывал еще A. Engler (1909)» или «как прежде указывалось (Engler, 1909)».

Ссылки на работы располагаются в хронологическом порядке опубликования, например: (Schnaft, 1931; Carniel, 1961; Батыгина и др., 1963; Романов, 1966; Сравнительная..., 1990). Перенумерование работ в списке литературы и ссылки на них в тексте условными номерами не допускаются.

Названия цитируемых работ в тексте или в подстрочных сносках, как правило, не приводятся. При точном цитировании литературных источников (с кавычками) указание страниц источника обязательно.

В. Оформление «Списка литературы»

Список литературы печатается на машинке на отдельном листе и дается под заголовком «Список литературы». Каждая литературная ссылка начинается с абзаца.

Литература в списке располагается так: сначала приводятся в порядке русского алфавита работы, опубликованные на русском, украинском и других языках (кириллицей); затем в порядке латинского алфавита — напечатанные на английском, французском и других языках (латиницей). Работы отечественных авторов, опубликованные в иностранной печати, приводятся в списке иностранных работ; инициалы автора (или авторов) ставятся после фамилий; если приводится несколько работ одного автора, опубликованных в одном году, то в списке литературы и в тексте рядом с годом следует ставить буквы в алфавитном порядке: (1990а, б) — для отечественных работ и (1960a, b) — для иностранных.

Для журнальных статей последовательно приводятся фамилия автора, инициалы, заглавие статьи, название журнала (в принятом сокращении), год, том, выпуск (или номер) (арабскими цифрами), страницы (первая — последняя).

Например:

Котухов Ю. А. Новые виды рода *Elymus* (*Poaceae*) из Восточного Казахстана // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 6. С. 89—93.

Hedge I. C., Lamond J. M. Studies in the flora Afghanistan. VII // Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 1968. Vol. 28. N 2. P. 89—161.

Для книг приводятся фамилия автора, инициалы, полное название книги, место издания (город), год издания, общее число страниц.

Например:

Шенников А. П. Введение в геоботанику. Л., 1964. 448 с.

Cronquist A. The evolution and classification of flovering plants. 2 ed. N. Y., 1988. 555 p.

Ссылки на отдельные статьи из Трудов, Тезисов и коллективных монографий даются так:

Пылаев И. Г., Тяк Г. В., Шутов В. В. Некоторые особенности развития парциального куста черники и голубики // Дикорастущие ягодные растения СССР. Тез. докл. на Всесоюз. совещ. «Изучение, заготовка и охрана лесных дикорастущих ягодников». Петрозаводск, 1980. С. 139—141.

Диссертационные неопубликованные работы приводятся в списке следующим образом:

Аветисян Е. М. Палинология надпорядка Campanulaneae: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Ереван, 1988. 34 с.

Г. Оформление текстовых таблиц

Все текстовые таблицы должны иметь заголовки и, если их больше одной, порядковый номер, который ставится над заголовком таблицы. В соответствующих местах текста должны быть сделаны ссылки на каждую таблицу, причем слово «таблица» сокращается (табл. 2).

Все сокращения, использованные в таблице, должны быть пояснены в Примечании, расположенном под ней.

Д. Оформление иллюстраций

Формат представляемых в редакцию иллюстраций не должен превышать 28 × 38 см. На обратной стороне каждой иллюстрации следует указать простым мягким карандашом, без продавливания:

а) фамилию автора, б) название статьи, в) порядковый номер рисунка, г) верх и низ.

Штриховые рисунки должны быть сделаны черной тушью на кальке или на плотной белой бумаге; все обозначения наносятся только на второй экземпляр, который может быть ксерокопией.

Фотоснимки представляются в 2 экземплярах, они должны быть контрастными, отпечатанными на гладкой (не сатинированной) бумаге с накатом, черно-белые. Обозначения на лицевой стороне фотографии следует делать только на одном экземпляре.

Рисунок должен быть по возможности разгружен от надписей; все условные обозначения должны быть объяснены в подписи к нему или в тексте.

Выделы легенд ботанических и других карт, кривые графиков и т. п. нумеруются всегда справа или обозначаются буквами, а содержание этих обозначений раскрывается в подписи к рисунку или в тексте.

В подписи к рисунку указывается, что приведено на оси абсцисс и что на оси ординат.

Редакция высылает автору оттиск набранной статьи, которая должна быть проверена, подписана к печати и срочно возвращена в редакцию. Неполучение или несвоевременное получение авторской правки не приостанавливает печатание статьи. **Изменения и дополнения против оригинала не допускаются, должны быть исправлены только опечатки.**

Статьи, представленные с несоблюдением «Правил», будут возвращаться авторам.

Редакция высылает автору 5 экземпляров оттисков опубликованной статьи.

CONTENTS

(BOTANICAL JOURNAL. 1998. VOL. 83. N 6) Page

Nemirovich-Danchenko E. N., Lobova T. A. The seed coat structure in some representatives of the order *Hydrangeales* 1
Kholod S. S. Coenotic approach in the study of spatial heterogeneity of vegetational cover in tundra zone. 2. Polygonal spotty schrub-grass-moss tundras 10
Kuvaev V. B., Engelskjøn T., Tolpysheva T. Yu. A sketch of cold alpine deserts in mountains of north Norway 23

COMMUNICATIONS 46

Yurkovskaya T. K. The regional and local features of the moss flora in northern taiga mires of European Russia 46
Banaeva Yu. A. Some biological features of seeds in *Scutellaria baicalensis* (*Lamiaceae*) from various sites 50
Borisova I. V. On the seed longevity in some steppe and desert plants of Kazakhstan and Mongolia 55
Elisafenko T. V. The two types of flowering in the rare Siberian species of *Viola* (*Violaceae*) 66
Minin A. A. Changes in the time of setting in some phenological phenomena in trees growing on the Russian plain for the last 30 years 73
Revushkin A. S., Pyak A. I. *Erodium tibetanum* (*Geraniaceae*) in Siberia 78
Ovechkina E. S., Titov Yu. V. Herbaceous vegetation of the flood plain of the Vakh River (West Siberia) 84
Kozhevnikov Yu. P. The differentiation of the vegetational cover in Amguema River basin (Chukotka) 90
Ogureeva G. N., Neronov V. V., Soldatov M. S., Krainov V. N. Plants of Chinese flora (Yunnan province) in Herbarium of the Biogeography Department of the Moscow State University 102

SYSTEMATIC REVIEWS AND NEW TAXA 107

Gorovoy P. G., Dudkin R. V. A new species of the genus *Thymus* (*Lamiaceae*) from Primorsky territory 107
Kurbanov D. A new species of the genus *Iridodictyum* (*Iridaceae*) from Turkmenistan . . . 110
Stepanov N. V. On a new subspecies of *Aegopodium podagraria* (*Apiaceae*) from the south part of the Krasnoyarsk territory 112
Phan Ke Loc. On the genus *Craspedolobium* (*Leguminosae*) 118

FLORISTIC FINDINGS 123

Maksimov A. I., Maksimova T. A. The first record of *Fissidens pusillus* (*Fissidentaceae*, *Musci*) in Karelia 123
Kostina V. A. Addition to the vascular flora of the Pasvik state reserve (Murmansk region) 127
Artamonov A. A. On the flora of the «Galichya Gora» Reserve (Lipetsk region) 133
Kuraeva E. N., Minaeva T. Yu. Floristic findings in the Eastern part of Tver region 134

CHROMOSOME NUMBERS 138

Filippov E. G., Kulikov P. V., Knyazev M. S. Chromosome numbers in the species of *Oxytropis* (*Fabaceae*) in the Urals 138

HISTORY OF SCIENCE 140

Manojlenko K. V. Stepan Petrovich Krasheninnikov (1711—1755), a traveller, botanist and enlightener 140

ANNIVERSARIES AND MEMORIAL DATES 149

Faizullina S. Ya. In memory of the professor Vassian Sergeyevich Porfiriyev (10 XII 1907—22 II 1990) (to the 90th anniversary from his birth) 149

CRITICS AND BIBLIOGRAPHY 152

Shamrov I. I. *E. S. Teryokhin.* Seed and seed reproduction. 1996 152
Rules for the authors 156

Индекс
70056

СОДЕРЖАНИЕ

(БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ. 1998. Т. 83. № 6)

Стр.

Немирович-Данченко Е. Н., Лобова Т. А. Строение семенной кожуры некоторых представителей порядка *Hydrangeales* 1
Холод С. С. Ценотический подход к изучению пространственной неоднородности растительного покрова тундровой зоны. 2. Пятнистые кустарничково-травяно-моховые (зеленомошные) тундры 10
Куваев В. Б., Энгельшьён Т., Толпышева Т. Ю. Очерк холодных гольцовых пустынь в горах северной Норвегии 23

СООБЩЕНИЯ 46

Юрковская Т. К. Региональные и локальные особенности флоры листостебельных мхов северотаежных болот Европейской России 46
Банаева Ю. А. Некоторые биологические особенности семян *Scutellaria baicalensis* (*Lamiaceae*) из разных мест произрастания 50
Борисова И. В. О долговечности семян некоторых степных и пустынных растений Казахстана и Монголии 55
Елисафенко Т. В. Два типа цветения у редких сибирских видов рода *Viola* (*Violaceae*) 66
Минин А. А. Изменения в сроках наступления некоторых фенологических явлений у деревьев на Русской равнине за последние 30 лет 73
Ревушкин А. С., Пяк А. И. *Erodium tibetanum* (*Geraniaceae*) в Сибири 78
Овечкина Е. С., Титов Ю. В. Травяная растительность поймы реки Вах (Западная Сибирь) 84
Кожевников Ю. П. Дифференциация растительного покрова в бассейне реки Амгуэмы (Чукотка) 90
Огуреева Г. Н., Неронов В. В., Солдатов М. С., Крайнов В. Н. Растения китайской флоры (провинция Юннань) в гербарии кафедры биогеографии Московского государственного университета 102

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ 107

Горовой П. Г., Дудкин Р. В. Новый вид рода *Thymus* (*Lamiaceae*) из Приморского края 107
Курбанов Д. Новый вид рода *Iridodictyum* (*Iridaceae*) из Туркменистана 110
Степанов Н. В. О новом подвиде *Aegopodium podagraria* (*Apiaceae*) из южной части Красноярского края 112
Фан Ке Лок. О роде *Craspedolobium* (*Leguminosae*) 118

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ 123

Максимов А. И., Максимова Т. А. Первая находка *Fissidens pusillus* (*Fissidentaceae*, *Musci*) в Карелии 123
Костина В. А. Дополнение к флоре сосудистых растений государственного заповедника «Пасвик» (Мурманская область) 127
Артамонов А. А. К флоре заповедника «Галичья Гора» (Липецкая область) 133
Кураева Е. Н., Минаева Т. Ю. Флористические находки на западе Тверской области 134

ЧИСЛА ХРОМОСОМ 138

Филиппов Е. Г., Куликов П. В., Князев М. С. Числа хромосом видов рода *Oxytropis* (*Fabaceae*) на Урале 138

ИСТОРИЯ НАУКИ 140

Манойленко К. В. Степан Петрович Крашенинников (1711—1755): путешественник, ботаник, просветитель 140

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ 149

Файзуллина С. Я. Памяти профессора Вассиана Сергеевича Порфирьева (10 XII 1907—22 II 1990) (к 90-летию со дня рождения) 149

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ 152

Шамров И. И. *Э. С. Терехин.* Семя и семенное размножение. 1996 152

ПРАВИЛА ДЛЯ АВТОРОВ 156

ISSN 0006—8136 Ботанический журнал. 1998. Т. 83. № 6. 1—160.